

BIOLOGIA DE POPULAÇÕES E ETOLOGIA DE *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1854) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) NA SERRA DO JAPI - JUNDIAÍ- SP.

Fernando Antônio Friero-Costa

Tese apresentada ao Curso de Pós Graduação em Ecologia, Instituto de Biologia da Universidade Estadual de Campinas, Campinas, como um dos requisitos para obtenção do grau de Doutor em Ciências Biológicas, área de Ecologia.

93 09/09/94

é exemplar corresponde à redação final
tese defendida pelo (a) candidato (a)
Fernando Antônio Friero-Costa
aprovada pela Comissão Julgadora.

F915b
24187/BC

06/02/95
João Vasconcellos Neto

Orientador: João Vasconcellos-Neto
Campinas - S. P.

1994

UNIVERSIDADE ESTADUAL DE CAMPINAS

AGRADECIMENTOS

Ao Prof. Dr. **João Vasconcellos-Neto**, pela orientação prestada durante a elaboração do trabalho.

Aos membros da Pré-banca, Profs. Drs. **Maria Alice Garcia, Arício Xavier Linhares e Ronaldo Bastos Francini** pelos comentários e valiosas sugestões.

Ao Prof. Dr. **Arício Xavier Linhares**, Departamento de Parasitologia da Universidade Estadual de Campinas, pelo auxílio prestado no início da realização do curso de Ecologia.

Ao Prof. Dr. **Zundir José Buzzi**, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná, pela identificação das diversas espécies de cassidíneos envolvidas no presente trabalho.

Ao Prof. Dr. **Aquiles Eugênio Piedrabuena**, Departamento de Genética da Universidade Estadual de Campinas pelo auxílio na parte estatística

Ao Prof. **Ayres de Oliveira de Menezes Júnior**, Departamento de Agronomia da Universidade Estadual de Londrina, pela identificação dos parasitóides que atacam imaturos de *Omaspides tricolorata*.

Ao Prof. Dr. **Hermógenes de Freitas Leitão-Filho**, Departamento de Botânica da Universidade Estadual de Campinas, pela identificação das espécies de Convolvulaceae existentes na Serra do Japi.

À Prof. Dra. **Jocélia Grazia**, Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, pela identificação dos hemípteros predadores de *O. tricolorata*.

Ao pesquisador **Jorge L. Machado Diniz**, Museu de Zoologia da Universidade de São Paulo, pela identificação das formigas que atacam *O. tricolorata*.

Ao Dr. **Vitor Becker**, Centro de Pesquisa Agropecuária do Cerrado da Embrapa, pela identificação de mariposa predadora de *O. tricolorata*.

À Escola Superior de Agricultura de Lavras, por ensejar a oportunidade de cursar o Doutorado em Ecologia na Universidade Estadual de Campinas.

Aos integrantes da Guarda Municipal de Jundiáí, responsáveis pelo patrulhamento da Serra do Japi, pela ajuda prestada, sempre de boa vontade, durante todo o transcorrer do trabalho de campo.

Ao amigo e colega, Prof. **Kleber Del Claro**, Departamento de Biologia da Universidade de Uberlândia, na época aluno do Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Unicamp, pelo incentivo e ajuda prestada durante várias fases do trabalho de campo.

Aos colegas e grandes amigos, Dr. **Ronaldo Bastos Francini**, e Prof. **Pedro de Castro Neto**, professor do Departamento de Biologia da Escola Superior de Agricultura de Lavras, pelo constante incentivo e auxílio prestado na utilização de vários "softwares".

A todos os colegas, amigos e funcionários dos Departamentos de Zoologia, Botânica e Curso de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade estadual de Campinas, pelo companheirismo e auxílios diversos prestados durante a realização do trabalho.

À Prof. Dra. **Maria Cristina Mendes Costa** e à Prof. **Maria Luiza de Castro Mendes** pelo auxílio na versão para o inglês do resumo do presente trabalho.

Aos amigos **Toninho** e **Joaquim**, funcionários do setor de cópias xerográficas do Instituto de Biociências da Universidade Estadual de Campinas, pela ajuda, prestada sempre com imensa boa vontade, durante toda a realização do trabalho.

ÍNDICE

ÍNDICE DE FIGURAS	9
RESUMO	12
ABSTRACT	14
INTRODUÇÃO	16
CAPÍTULO I: Biologia de populações de <i>Omaspides tricolorata</i> Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra do Japi, Jundiaí- SP.	18
I- INTRODUÇÃO	19
1.1- <i>Omaspides tricolorata</i> Boheman, 1854	19
1.2- <i>Ipomoea alba</i> L., planta hospedeira de <i>O. tricolorata</i>	19
1.3- Estudos populacionais	20
1.3.1- Estudos populacionais em insetos	21
1.3.1.1- Estudos populacionais em cassidíneos	22
1.4- Objetivos	22
II- MATERIAL E MÉTODOS	23
2.1- Metodologia em campo	23
2.1.1- Área de estudo	23
2.1.1.1- Local de pesquisa	26
2.1.2- A amostragem	28
2.2- Metodologia em laboratório	31
III- RESULTADOS E DISCUSSÃO	32
3.1- A planta hospedeira	32
3.2- Biologia de <i>O. tricolorata</i>	33
3.2.1- Ovos	39
3.2.1.1- Número médio de ovos por oviposição	46
3.2.2- Larvas	46
3.2.3- Pupa	47
3.3- Período médio de desenvolvimento dos imaturos de <i>O. tricolorata</i> .	49
3.3.1 - Duração do período de incubação	49
3.3.2- Duração do período larval	49
3.3.3- Duração do período pupal	50
	5

3.3.4- Duração do período total de desenvolvimento	50
3.4- Destino das proles de <i>O. tricolorata</i> nos dois ciclos pesquisados	57
3.5- Intervalo entre duas proles de uma mesma fêmea	61
IV- CONCLUSÕES	64
CAPÍTULO II: Comportamento reprodutivo de <i>Omaspides tricolorata</i> Boheman, 1854 na Serra do Japi, Jundiaí- SP	66
I- INTRODUÇÃO	67
1.1- Comportamento de insetos	67
1.1.1- Subsocalidade em insetos	68
1.1.1.1- Subsocalidade em Cassidinae	72
1.1.1.2- Evolução e manutenção da subsocalidade nas diversas espécies.	73
1.1.1.3- Comportamento altruístico	74
1.2- Objetivos	75
II- MATERIAL E MÉTODOS	76
2.1- Obtenção de dados sobre comportamento de <i>O. tricolorata</i> .	76
2.2- Terminologia empregada	78
III- RESULTADOS E DISCUSSÃO	79
3.1- Marcação dos indivíduos que guardavam proles	79
3.2- Comportamento de oviposição em <i>O. tricolorata</i>	83
3.3- Comportamento da fêmea de <i>O. tricolorata</i> em relação à defesa da prole	88
IV- CONCLUSÕES	102
CAPÍTULO III: Inimigos naturais de <i>O. tricolorata</i> na Serra do Japi, Jundiaí-SP.	103
I- INTRODUÇÃO	104
1.1- Parasitóides de ovos	104
1.2- Parasitóides de larvas e pupas	107
1.2.1. Ordem Hymenoptera	107
1.2.2- Ordem Diptera	108
1.3- Insetos predadores	108
1.3.1- Predadores de estágios imaturos	108
1.3.1.1- Ordem Hymenoptera	108

1.3.1.2- Ordem Hemiptera	109
1.3.1.3- Ordem Lepidoptera	109
1.3.1.4- Ordem Orthoptera	110
1.3.2- Predadores do estágio adulto	110
1.4- OBJETIVOS	110
II- MATERIAL E MÉTODOS	111
2.1- Metodologia em campo	111
III- RESULTADOS E DISCUSSÃO	113
3.1- Inimigos naturais de ovos	113
3.1.1- Parasitóides de ovos	113
3.1.2- Predadores de ovos	116
3.2- Inimigos naturais de larvas e pupas	121
3.2.1- Parasitóides de larvas e pupas	121
3.2.1.1- Dípteros parasitóides de larvas	121
3.2.1.2- Himenópteros parasitóides de larvas e pupas	122
3.2.2- Predadores de larvas	124
3.2.2.1- Formigas predadoras de larvas	124
3.2.2.2- Hemípteros predadores de larvas	127
3.2.2.3- Lepidópteros predadores de larvas e pupas	130
3.2.2.4- Ortópteros predadores de pupas	133
3.3- Inimigo natural de adultos de <i>O. tricolorata</i>	133
3.4- Inimigos naturais de larvas e pupas de <i>Stollas lineatocollis</i>	136
3.4.1- Hemípteros predadores	136
3.4.2- Mariposas predadoras	137
IV- CONCLUSÕES	140
Capítulo IV: Cicloalexia em larvas de <i>Omaspides tricolorata</i> (Boheman, 1854) e <i>Stollas lineatocollis</i> (Boheman, 1850), na Serra do Japi - Jundiaí-SP.	141
I- INTRODUÇÃO	142
1.1- Cicloalexia	142
1.2- Objetivos	142
II- MATERIAL E MÉTODOS	143
2.1- Metodologia em campo	143

III- RESULTADOS E DISCUSSÃO	144
3.1- Cicloalexia em <i>Omaspides tricolorata</i>	144
3.2- Cicloalexia em <i>Stolas lineatocollis</i>	147
IV- CONCLUSÕES	150
BIBLIOGRAFIA	151

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1- Localização da Serra do Japi, no Estado de São Paulo e em relação à cidade de Campinas. A região localiza-se, principalmente, nos municípios de Cabreúva e Jundiá. (Modificado de MORELLATO, 1992). 25
- Figura 2- Localização do Paraíso III na Serra do Japi. (Modificado de BROWN-JR. 1992). 27
- Figura 3- Adultos de *O. tricolorata* encontrados na Serra do Japi a cada mês, entre outubro/88 e abril/89. 36
- Figura 4- Adultos de *O. tricolorata* encontrados na Serra do Japi a cada mês entre outubro/89 a abril/90. 37
- Figura 5- Adulto de *O. tricolorata* sexualmente maduro (com marca no élitro) e adultos jovens recém emergidos, com suas colorações características. Serra do Japi - março/90. 38
- Figura 6- Aspecto da folha de *I. alba* após comida por larvas de *O. tricolorata* em primeiro estágio. Serra do Japi - novembro/88 38
- Figura 7- Desovas de *O. tricolorata*: A- Recém depositada. B- Dois dias após oviposição. Serra do Japi - novembro/88 40
- Figura 8- Larvas de *S. lineatocollis* deslocando-se ao longo da folha para se alimentar na extremidade distal. Serra do Japi - fevereiro/89 48
- Figura 9- Pupas de *O. tricolorata* imbricadas no ramo principal de *I. alba*, durante o ciclo compreendido entre outubro/89 e maio/90, na Serra do Japi. 48
- Figura 10- Número de novas desovas encontradas a cada mês do ciclo de atividades de *O. tricolorata*, durante o período de outubro/88 a maio/89. Serra do Japi. 52
- Figura 11- Número de novas desovas encontradas a cada mês do ciclo de atividades de *O. tricolorata*, durante o período de setembro/89 a maio/90. Serra do Japi 53
- Figura 12- Duração percentual média de cada estágio imaturo de *O. tricolorata* computados os dois ciclos pesquisados (Tempo médio total = 15,5 dias + 28,0 dias + 13,7 dias = 57,2 dias). Serra do Japi 56
- Figura 13- Proles de *Omaspides tricolorata* acompanhadas ciclo de outubro/88 a maio/89. Serra do Japi 59

Figura 14- Proles de <i>Omaspides tricolorata</i> acompanhadas no ciclo de outubro/89 a maio/90. Serra do Japi	60
Figura 15- Exemplar de <i>O. tricolorata</i> com mancha natural no élitro e exemplar com marca feita com caneta. Serra do Japi - novembro/88.	82
Figura 16- Fêmea de <i>O. tricolorata</i> colocando-se entre sua a prole e uma formiga não identificada impedindo sua passagem. Serra do Japi - março/89	89
Figura 17- Fêmea de <i>O. tricolorata</i> guardando duas proles distintas. A que se localiza à esquerda é a sua prole original. Serra do Japi - março/90.	96
Figura 18- Desova de <i>O. tricolorata</i> sendo atacada por duas fêmeas do parasitóide <i>E. niveipes</i> . Serra do Japi - janeiro/89.	119
Figura 19- Fêmea de <i>O. tricolorata</i> arremetendo contra fêmea de <i>E. niveipes</i> que tenta alcançar desova sob sua guarda. Serra do Japi - fevereiro/89	119
Figura 20- Fêmea de <i>O. tricolorata</i> tentando desalojar fêmea de <i>E. niveipes</i> que se encontra entre seus ovos e a lâmina foliar. Serra do Japi - janeiro/89	119
Figura 21- Fêmea de <i>O. tricolorata</i> com prole recém emergida e com oito parasitóides em seus élitros. Serra do Japi - dezembro/88.	119
Figura 22- Formigas do gênero <i>Crematogaster</i> cortando desova de <i>O. tricolorata</i> , na Serra do Japi - novembro/88	120
Figura 23- Formiga do gênero <i>Pseudomyrmex</i> atacando desova abandonada de <i>O. tricolorata</i> na Serra do Japi - março/90.	120
Figura 24- Formiga do gênero <i>Pseudomyrmex</i> atacando desova de <i>O. tricolorata</i> de onde já houve eclosão das larvas na Serra do Japi - março/90.	120
Figura 25- Mosca do gênero <i>Eucelatoriopsis</i> atacando conjunto de larvas de <i>O. tricolorata</i> na Serra do Japi - novembro/89	120
Figura 26- Fêmea de <i>Brachymeria</i> sp atacando conjunto de <i>O. tricolorata</i> que recém atingiu o estágio pupal. Serra do Japi - dezembro/89	125
Figura 27- Fêmea de <i>Brachymeria</i> sp atacando prole de <i>O. tricolorata</i> que recém atingiu o estágio pupal e sendo combatida pela fêmea guardiã. Serra do Japi - janeiro/90	125
Figura 28- Ninfa e adulto de hemípteros predadores sugando larva de <i>O. tricolorata</i> . O adulto pertence ao gênero <i>Stiretrus</i> . Serra do Japi - março/89	125
Figura 29- Hemíptero do gênero <i>Stiretrus</i> preparando-se para empalar larva de <i>O. tricolorata</i> . Serra do Japi - março/89	125
Figura 30- Conjunto de larvas de <i>O. tricolorata</i> com larva de mariposa predadora (de cor verde) agregada a uma delas. Serra do Japi - fevereiro/90.	135

- Figura 31- Larva da mariposa predadora em pupas de *O. tricolorata*. O casulo foi destruído para expor a larva. Serra do Japi - março/90. 135
- Figura 32- Ortóptero do gênero *Conocephalus* atacando conjunto de pupas de *O. tricolorata*. Serra do Japi - março/89. 135
- Figura 33- Ninfa de *Arilus carinatus* predando adulto de *O. tricolorata*. Serra do Japi - janeiro/90. 135
- Figura 34- Pupa de *S. lineatocollis* atacada por larva de mariposa predadora. Serra do Japi - Abril/90. 138
- Figura 35- Posição da fêmea de *O. tricolorata* em relação aos conjuntos de larvas encontrados em repouso. 145
- Figura 36- Larvas de *O. tricolorata* em repouso, com os abdômes levantados e fêmea sobre elas. Serra do Japi - março/90. 146
- Figura 37- Formiga do gênero *Procryptocerus* atacando larvas de *S. lineatocollis*. Serra do Japi - março/90 148
- Figura 38- Larva de *S. lineatocollis* atacada por formiga *Procryptocerus* sp. Procura sempre levar a atacante para junto do conjunto e as outras batem com o abdome na agressora. Serra do Japi - março/90 148

RESUMO

Durante os períodos compreendidos entre os meses de outubro de 1988 a maio de 1989 e outubro de 1989 a maio de 1990, estudou-se uma população natural de *Omaspides tricolorata* Bohemann, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), na Serra do Japi, situada no município de Jundiá - SP. Foram abordados aspectos de sua biologia e comportamento. Comprovou-se que estes insetos possuem hábitos gregários tanto na fase adulta como nos diversos estágios imaturos.

Investigou-se a preferência alimentar, demonstrando-se que são herbívoros e, tanto na fase adulta como nos diversos estádios larvários, alimentam-se apenas em *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae).

O. tricolorata tem um período de atividade compreendido entre meados da primavera e meados do outono, com picos de oviposição nos meses de dezembro e fevereiro. A partir do final de abril começam a procurar seus sítios de diapausa, onde permanecem até outubro. Os adultos emergidos em um período só vão estar ativos sexualmente no período seguinte, não possuindo qualquer preferência pelo tamanho da folha onde colocam sua desova, mas têm comprovada preferência pela face abaxial.

O tempo total de desenvolvimento dá-se em $57,3 \pm 5,7$ dias, sendo que o estágio de ovo dura $15,5 \pm 4,4$ dias, o larvário $28,0 \pm 5,2$ dias e permanecem no estágio pupal $13,7 \pm 5,3$ dias.

Esses insetos apresentam cuidados parentais, sendo a fêmea a única responsável pela guarda da prole durante todo o desenvolvimento desta.

Para esta comprovação foi necessário marcar-se a guardiã, o que foi feito escrevendo-se números em um dos élitros da fêmea. Esta marcação permitiu verificar, também, que as fêmeas podem permanecer ativas por mais de um ciclo, o mesmo não acontecendo com os machos. Comprovou-se que a presença da guardiã é fundamental para a preservação dos imaturos, especialmente contra ataques de formigas.

ABSTRACT

During the periods between October 1988 and May 1989 and of October 1989 to May 1990 a natural population of *Omaspides tricolorata* Boheman, 1954 (Coleoptera: Chysomelidae: Cassidinae), has been studied in "Serra do Japi", in Jundiaí state of São Paulo (Brazil).

Biological and behavioural aspects of their lives have been described.

It was been proved that these insects have gregarious habits both in the adult stage and also in the various immature stages.

The feeding habits have been investigated , demonstrating that they are herbivorous both in the adult stage and also in the various larvae stages, feeding only on *Ipomoea alba* L. (Convolvulaceae).

O. tricolorata has an activity period between middle spring and middle autumn, with oviposition peaks in months of December and February. From late April on, they start looking for their diapause sites, where they stay until October. The emerged adults in one period only will be sexually active in the next period, not having any preference for the size of the leaf where they deposit their eggs but having proved preference for the abaxial face of the leaf.

The developmental time is in $57,3 \pm 5,7$ days, the egg stage lasting $15,5 \pm 4,4$ days, they larval stage $28,0 \pm 5,2$ days and they stay in the pupal stage $13,7 \pm 5,3$ days.

These insects show parental care, being the female the only responsible for the guarding of the offspring during their development. For this comprovation it was necessary to mark the guarding female what has been done by writing numbers in one of the female elytron. This marking allowed one to verify also that the females can stay active for more than one cycle, the same not happening with the males. It has been proved that the presence of the guarding female is fundamental for the preservation of the immature, especially against ants attack.

INTRODUÇÃO

Os padrões comportamentais têm sido amplamente estudados nas três últimas décadas. Entre os organismos mais utilizados nestas pesquisas estão os insetos, principalmente por que a maioria das espécies proporciona respostas rápidas aos vários questionamentos advindos da observação destes seres na natureza.

O principal objetivo da presente pesquisa foi o estudo do comportamento de uma população do inseto herbívoro subsocial *Omaspides tricolorata* (Chrysomelidae: Cassidinae) ao explorar os recursos disponíveis em seu ambiente natural, ou seja, como adultos e imaturos obtêm seu alimento, como a espécie se reproduz, como interage com as populações de inimigos naturais existentes no ambiente.

Descreveram-se os resultados encontrados em quatro capítulos integrados. Os diversos assuntos abordados se interrelacionam, porém preferiu-se descrevê-los em capítulos distintos com a finalidade principal de conferir maior clareza no desenvolvimento do texto.

No primeiro capítulo relaciona-se o estudo da biologia da população em conformidade com o meio onde vive. Descreve-se o ambiente ocupado pela espécie, sua planta hospedeira, como se adaptam às condições do meio (entre outros fatores, falta do alimento em determinada época do ciclo, decréscimo da quantidade de chuvas) e o tempo de desenvolvimento dos imaturos.

O segundo capítulo relata o comportamento subsocial destes organismos e discute a significância adaptativa deste comportamento como uma característica que contribui para aumentar o sucesso reprodutivo da espécie.

No terceiro capítulo procurou-se mostrar como atuam os diversos inimigos naturais dos vários estádios que esta espécie atravessa ao longo de seu ciclo de desenvolvimento. Descreve-se o comportamento de várias das diferentes espécies de inimigos naturais para explorar o recurso representado pelos adultos e imaturos de *O. tricolorata*.

A estratégia da cicloalexia é descrita no quarto capítulo, discutindo-se esta característica como um padrão comportamental que permite maior sobrevivência dos diversos estádios larvais.

Nos dois últimos capítulos relatam-se, também, observações realizadas com *Stolas lineatocollis* (Chrysomelidae: Cassidinae). As larvas desta espécie possuem padrões comportamentais muito semelhantes às de *O. tricolorata*, embora a espécie não apresente cuidados parentais. Como sobrevivem na mesma planta hospedeira, na mesma época e sujeitos às mesmas pressões de seleção, permitem que se façam algumas comparações entre as duas espécies.

CAPÍTULO I

**Biologia de populações de *Omaspides tricolorata*
Boheman, 1854 (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) na Serra
do Japi, Jundiá- SP.**

I- INTRODUÇÃO

1.1- *Omaspides tricolorata* Boheman, 1854

O. tricolorata pertence à ordem Coleoptera (Chrysomelidae: Stolinae: Cassidinae), cujo gênero foi descrito por M. Chevrolat em 1837 (BUZZI, 1979). A não ser pela descrição da espécie (BOHEMAN, 1854), não se verificou qualquer citação a este organismo em trabalhos científicos, quer no "Biological Abstracts" quer em abrangentes revisões sobre cassidíneos neotropicais, como as encontradas em FREIRE (1982) e BUZZI (1988). Existem poucas citações a algumas espécies do gênero e pouquíssimas pesquisas realizadas especificamente com algumas delas (BONDAR, 1922; 1925; 1930; MONTE, 1932; LIMA, 1955; OHAUS, 1899-1900, in HINTON, 1944; JOLIVET, 1988). Segundo BLACKWELDER (1946), existem, descritas, 30 espécies para o gênero *Omaspides*. Destas, 13 são encontradas no Brasil.

1.2- *Ipomoea alba* L., planta hospedeira de *O. tricolorata*.

Nativa da América tropical e disseminada até mesmo em países de clima temperado, *I. alba* é uma espécie anual da família Convolvulaceae. Ocorre em quase todos os grandes ecossistemas brasileiros. Apenas não se encontraram citações para a região amazônica, embora seja pouco provável que não haja, de fato, neste ecossistema, já que em ambientes com condições semelhantes esta planta se faz presente.

Vegetal latescente de hábito escandente, *I. alba* apresenta de um a vários ramos, podendo, cada um atingir alguns metros de comprimento.

Aparece tanto em áreas de culturas abandonadas como nas bordas de ecossistemas naturais (BRAGA, 1960; FALCÃO, 1966; 1977; BLANCO, 1978). Segundo BLANCO (1978), esta planta pode servir para a formação de caramanchões e as sementes são utilizadas para falsificar pó de café. Suas folhas geralmente são cordiformes, podendo, ainda, ser ovais ou arredondadas. As flores são brancas ou róseas, solitárias ou podem estar reunidas em grupos de até sete exemplares (FALCÃO, 1966; BLANCO, 1978).

1.3- Estudos populacionais

Embora o ambiente tropical tenha sido objeto de vários tipos de estudos ecológicos nas últimas duas décadas, ainda é bastante falho o conhecimento dos diversos componentes dos vários ecossistemas existentes. Ao se reportar a organismos que não são considerados pragas de culturas, esta lacuna é ainda mais acentuada. Poucos são os estudos que procuram conhecer a biologia das populações da grande maioria destas espécies, apesar de muitas terem grande importância ecológica devido ao seu modo peculiar de explorar os recursos que lhes estão disponíveis. O conhecimento e entendimento de como os organismos exploram o local em que vivem são fatores primordiais para a compreensão de como as populações se distribuem no meio. A distribuição e a abundância dos organismos são grandes preocupações dos estudos ecológicos (ANDREWARTHA & BIRCH, 1961; KREBS, 1985; PIANKA, 1988). A distribuição e a abundância podem ser estudadas tomando-se por base toda uma comunidade ou somente uma espécie. Espacialmente as populações se dispõem de três maneiras: ao acaso, agregadas ou em padrão uniforme. Em ambientes naturais a distribuição é agregada e dificilmente os organismos se encontram dispostos ao acaso. (BROWER & ZAR, 1984; FREIRE, 1984).

Todo e qualquer organismo utiliza uma gama limitada de recursos em relação à perpetuação da espécie e sua própria sobrevivência (POOLE, 1974; DEMPSTER, 1975). Estes recursos, portanto, são de essencial importância na determinação da distribuição e abundância destes indivíduos em um dado ecossistema. A distribuição dos herbívoros, por exemplo, é fortemente afetada pelos vegetais de que se utilizam, seja para seu próprio alimento, seja em benefício de sua prole. (e. g. ANDREWARTHA & BIRCH 1961; van EMDEN & WAY, 1972; DENNO & DINGLE, 1981; KREBS, 1985). Portanto, as flutuações que se verificam em uma população de herbívoros muitas vezes estão estreitamente relacionadas com as variações de sua planta hospedeira, a qual, por sua vez, tem suas flutuações condicionadas às diferenças climáticas. Ao longo de todo o seu desenvolvimento evolutivo, uma espécie adapta-se às flutuações dos recursos que aloca e procura obter o máximo rendimento destes para prosseguir ocupando o nicho conquistado (KREBS, 1985).

1.3.1- Estudos populacionais em insetos

Os insetos possuem características que os tornam excelentes para estudos populacionais. Além de serem extremamente abundantes e dispersos em todos os ecossistemas terrestres, em sua vasta maioria, possuem grande número de indivíduos por geração e grande número de gerações em curto espaço de tempo (se comparados com a espécie humana). Grande parte do conhecimento existente hoje sobre dinâmica de populações deve-se aos estudos realizados com insetos (VARLEY, GRADWELL & HASSEL, 1973).

Estudos da biologia de populações de insetos tropicais, embora ainda bastante longe do ideal, vêm aumentando significativamente nas últimas três décadas, principalmente os que se referem à dinâmica de populações. Estes

trabalhos, realizados em todas as regiões tropicais do mundo, pelos resultados alcançados têm mostrado que este é um campo com amplos potenciais ainda não explorados (e. g. WOLDA, 1978 a,b; 1979; 1980; 1988; DELINGER, 1986; VASCONCELLOS-NETO, 1991). Não apenas contribuem para o conhecimento de como estes organismos mudam ao longo do tempo, como, também, servem para pesquisas visando conhecer como evoluíram e como exploram o meio.

1.3.1.1- Estudos populacionais em cassidíneos

Existem poucos estudos com estes característicos insetos no que toca a dinâmica populacional. Entre os realizados em ambiente tropical ressaltam-se os de FREIRE (1982); BECKER & FRIEIRO-COSTA (1987); NAKAMURA & ABBAS (1987; 1989); NAKAMURA, ABBAS & HASYIM (1989); GARCIA & PALEARI (1991; 1993)

1.4- Objetivos

A presente pesquisa visou a obtenção de dados sobre a biologia de populações de *O. tricolorata*, estando estes insetos submetidos às condições existentes em seu habitat natural. Apesar de ser uma subfamília bem representada no território brasileiro, poucas pesquisas têm sido realizadas com estes insetos. Menor ainda é a quantidade de trabalhos científicos realizados sobre estes animais em condições naturais, onde a população está submetida à plena atuação dos diversos fatores ecológicos.

II- MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Metodologia em campo

2.1.1- Área de estudo

A pesquisa foi desenvolvida na Serra do Japi, Município de Jundiaí-SP., situada a, aproximadamente, 23° 11' S e a 46° 52' W. Esta região, localizada no limite sul da zona tropical, representa uma das últimas grandes áreas de floresta contínua do Estado de São Paulo. Situando-se nas imediações de locais densamente povoados, tem sofrido ao longo da sua extensão forte interferência antrópica (LEITÃO-FILHO, 1992; MORELLATO, 1992). Apesar disto, constitui-se, em local de representativa conservação de duas fisionomias vegetais distintas: as florestas perenifólias higrófilas costeiras (mata atlântica) e as florestas mesófilas semidecíduas, estas ocupando a maior parte da área florestal (JOLY, 1992; LEITÃO-FILHO, 1992) (Fig. 1). Estas formações são caracteristicamente sazonais, possuindo picos definidos de perdas de folhas e brotamentos (MORELLATO, 1992).

Segundo AB'SABER (1992), a Serra do Japi faz parte do terceiro padrão de paisagens que se pode reconhecer nos setores planálticos dos "mares de morros" do Sudoeste brasileiro. Tal padrão caracteriza-se pelo soerguimento de picos quartzíticos a algumas centenas de metros dos vales que os ladeiam. A Serra do Japi possui serrinhas de porte mais avantajado (1.100m/1.300 m) dotadas de bordas íngremes e cimeiras aplainadas. Predominam os quartzitos, podendo ser encontradas, ainda, rochas como anfibolitos, granitos, gnaisses e migmatitos (SANTORO & MACHADO JÚNIOR, 1992). Possui altitude máxima de

1.291 metros e seu clima é caracterizado por temperaturas médias anuais entre 15,7° C nas regiões mais altas e 19,2° C nas regiões mais baixas. A temperatura média do mês mais frio (julho) varia de 11,8° C a 15,3° C. A variação no mês mais quente (janeiro) se dá entre 18,4° C e 22,2° C. O verão é quente e chuvoso, sendo que as chuvas estão concentradas nos meses de dezembro e janeiro, quando atingem sempre mais de 250 mm ao mês. Já o inverno é seco e frio, não se observando pluviosidade maior do que 41 mm ao mês (PINTO, 1992).

A influência humana, principalmente promovendo retirada de rochas e queimando para abrir novas frentes de culturas (principalmente silviculturas), reflete-se na composição florística. Encontram-se áreas onde predominam as árvores de grande porte confrontando abruptamente com áreas desmatadas ou com a vegetação em vários estágios no processo de recuperação.

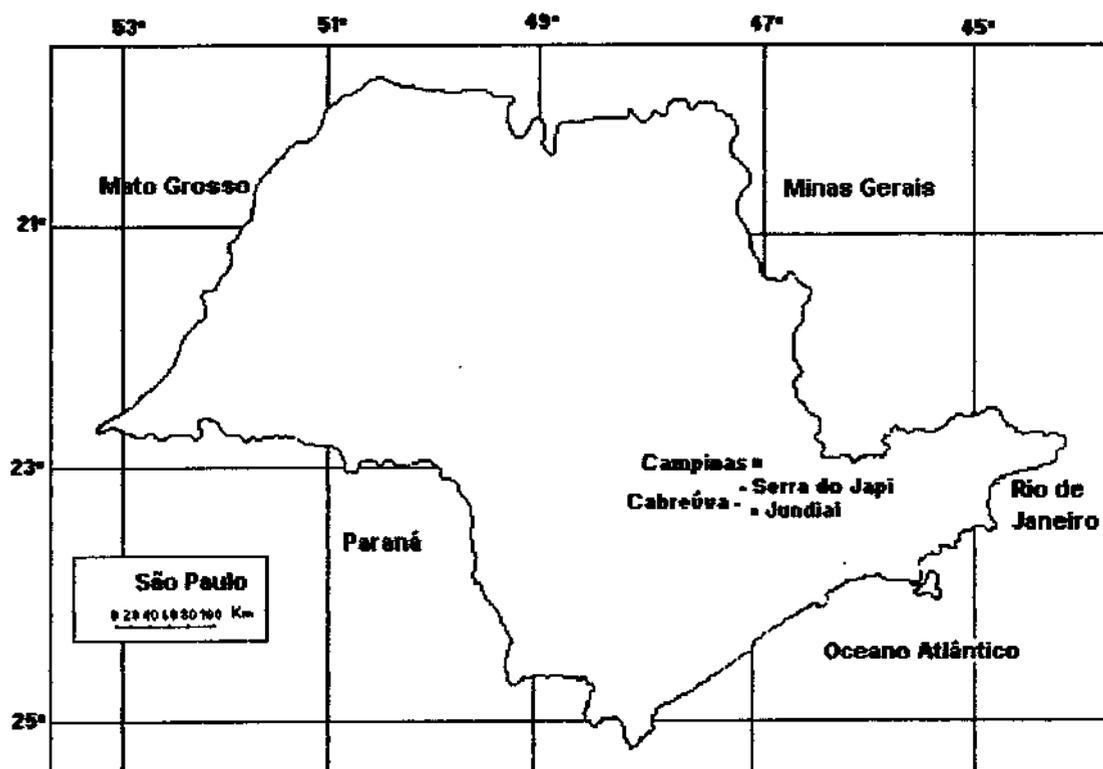


Figura 1- Localização da Serra do Japi, no Estado de São Paulo e em relação à cidade de Campinas. A região localiza-se, principalmente, nos municípios de Cabreúva e Jundiá. (Modificado de MORELLATO, 1992).

2.1.1.1- Local de pesquisa

Situa-se em áreas preservadas pela Prefeitura de Jundiaí e em propriedades particulares tombadas pelo Conselho de Defesa do Patrimônio Histórico, Artístico, Arquitetônico e Turístico (Condephaat). A mata existente é cortada por vários caminhos, utilizados pela Guarda Municipal de Jundiaí para facilitar o deslocamento de seus veículos de patrulha. Estes locais são áreas típicas de ocorrência de *I. alba*. Como estes caminhos não têm denominação oficial, nomearam-se alguns, Paraíso I, Paraíso II e Paraíso III. Dentre estes, o que apresentou melhores condições para a realização do trabalho foi o Paraíso III, por ser o local onde se encontrou maior número de plantas hospedeiras, maior número de insetos objetos da pesquisa e, por ser menos freqüentado, sofrer menor ação humana, seja por meio de incêndios ocasionais, seja por haver menor depredação por parte de turistas (Fig. 2). Do início até a última planta marcada, este caminho possui 3,6 quilômetros de extensão. Em 90% deste total, a vegetação é de alto porte (mais de 6,0 metros de altura), em ambas as margens. Em média, a distância entre as duas bordas é de 3,0 metros.

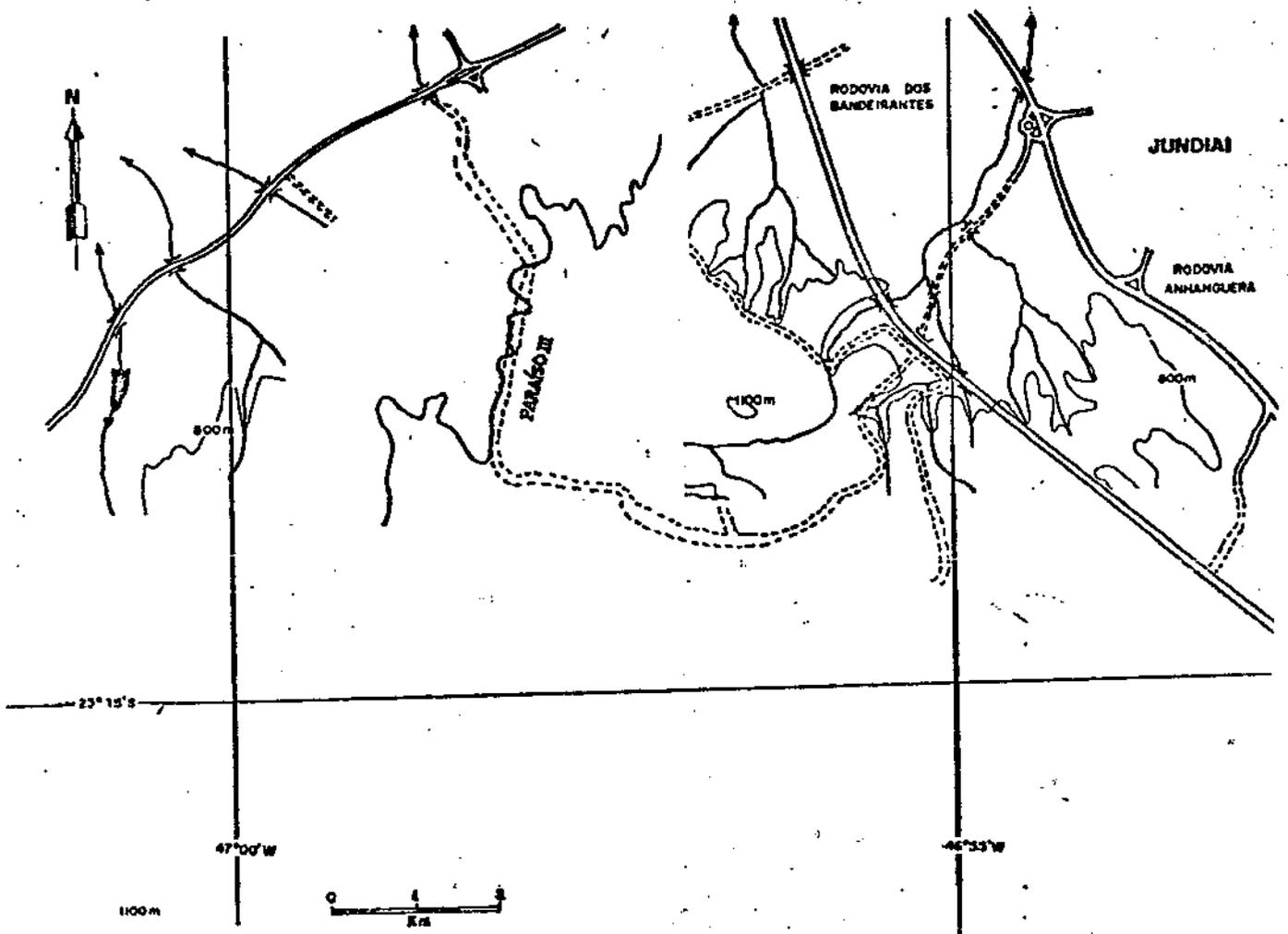


Figura 2- Localização do Paraiso III na Serra do Japi. (Modificado de BROWN-JR. 1992).

2.1.2- A amostragem

Realizaram-se, durante o período compreendido entre os meses de março de 1987 a junho de 1988, 90 viagens à Serra do Japi. Isto permitiu a obtenção de dados preliminares que embasaram o trabalho executado em dois ciclos biológicos de *O. tricolorata*. Foram realizadas mais 111 viagens nos períodos compreendidos entre agosto de 1988 a julho de 1989 e agosto de 1989 a maio de 1990.

Nos dois ciclos acompanhou-se um total de 205 oviposições. Anotaram-se os horários de oviposição, o número de organismos e o horário que emergiam. Nessas anotações não foi levado em consideração o horário de verão.

Marcaram-se e numeraram-se todos aqueles exemplares de *I. alba* que estavam presentes ao longo das duas bordas do Paraíso III nos dois ciclos (332 indivíduos no total). No primeiro ciclo estudado marcou-se um total de 155 exemplares. No segundo este número chegou a 177 indivíduos.

O número de plantas não foi constante ao longo do tempo. Plantas que cresciam durante o ciclo eram incorporadas ao número total. Inicialmente pretendia-se retirar toda e qualquer planta que surgisse após a contagem inicial. Porém, como foi constatado posteriormente, as plantas já existentes emitiam novos ramos e novas folhas durante o ciclo. Os ramos com folhas mais velhas e duras não mais eram utilizados como alimento. Um ramo novo em planta já existente é equivalente à uma nova planta que surgisse. Além disso, como a população de *O. tricolorata* era pequena e poucas plantas tinham mais de um destes coleópteros com prole a ocupá-la, não era conveniente diminuir o recurso disponível. Portanto abandonou-se a idéia de eliminar as plantas novas.

Embora as folhas de *I. alba* possam ter variadas formas (BLANCO, 1978), as presentes na Serra do Japi durante os dois ciclos tinham as folhas cordiformes, com a nervura principal dividindo duas metades simétricas. Quando em fase de crescimento as duas metades estão fechadas e são ligeiramente pubescentes. À medida que se processa o desenvolvimento, vão tornando-se gradativamente glabras e há a completa abertura das duas partes. Devido a estas características chamou-se folha em fase de crescimento quando as duas metades não estavam completamente abertas, e folha plenamente desenvolvida quando as partes estavam abertas.

Como a planta hospedeira é um vegetal anual, não se levou em consideração a variável idade das plantas. Tomou-se o cuidado de anotar nas etiquetas que marcavam exemplares do segundo ciclo o número 90 antecedendo àquele que identificava o vegetal.

Para a marcação prendeu-se, com auxílio de arame, uma etiqueta vinílica para rotulador marca "Dymo" no ramo principal da planta hospedeira. Esta fita não desbota sob ação da luz do sol, não se dilacera sob ação da água e, por ser colorida, permitia rápido reconhecimento por parte do investigador. Tomou-se por ramo principal aquele que saía do solo e dava origem às outras ramificações da planta. O arame era colocado com folga bastante para não prejudicar o vegetal e nem a circulação de quaisquer organismos que por ali transitassem.

Contaram-se, no início do primeiro ciclo, os ramos e as folhas existentes em 30 plantas. Este procedimento visou obter uma idéia do número médio de ramos e para se julgar a existência de preferência de *O. tricolorata* por plantas com determinado número de ramos e/ou por ramos com determinado

número de folhas. A unidade amostral adotada foi a planta, independente da idade e número de ramos. A cada viagem todas as plantas eram vistoriadas.

Nas folhas com desovas fixadas mediam-se, com o auxílio de uma fita métrica comum, o maior comprimento e a maior largura. Quando a desova estava localizada na nervura principal, media-se a distância existente entre o início do conjunto de ovos até a extremidade distal da folha. Com este procedimento visou-se a obtenção de dados que permitissem avaliar se havia qualquer preferência da fêmea pelo local de oviposição.

A fim de se diversificar os horários de observações em cada planta alterava-se, a cada viagem, o itinerário percorrido.

Em quase todos os conjuntos observados houve perdas provenientes da atuação de inimigos naturais. Portanto, na determinação do número de dias necessários para que os imaturos alcançassem o estágio imediatamente posterior ao que se encontravam, levou-se em consideração qualquer número de indivíduos que atingisse a fase subsequente.

Como a obtenção de dados não pôde ser feita diariamente e não houve criação em laboratório, não se considerou o estágio pré-pupal. Isto porque, por ocorrer rapidamente (em relação ao tempo de duração dos outros estágios) e não diferir marcadamente do inseto empupado, podia ser sub ou superestimado.

Durante o mês de fevereiro/88 retiraram-se 10 fêmeas de sobre seus ovos para se testar se as desovas conseguiriam evoluir normalmente ou se a presença da fêmea é imprescindível.

Ao longo dos dois ciclos pesquisados levaram-se a laboratório alguns conjuntos de ovos e pupas abandonados, porém, aparentemente intactos.

Este procedimento permitiu a obtenção do número médio de ovos por desova e, ainda, dos parasitóides utilizados para posterior identificação.

Os valores citados para o tempo de permanência em cada estágio imaturo, para tamanho de folhas utilizados e tamanho e largura de ovos são sempre expressos em média e desvio padrão.

2.2- Metodologia em laboratório

Após a eclosão das larvas e emergência dos adultos, o que restava da desova e dos pupários era levado a laboratório para contagem e verificação do antigo conteúdo. Com auxílio de ocular micrométrica em microscópio estereoscópio, realizou-se medição de 5 ovos, que puderam ser separados sem que o córion fosse afetado.

Contaram-se os ovos de cada desova através de câmara clara acoplada ao mesmo aparelho.

Os inimigos naturais que foram capturados no local de pesquisa e os que emergiram em laboratório, provenientes dos ovos e pupas, foram conservados e enviados a especialistas para identificação.

III- RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1- A planta hospedeira

As plantas suportes de *I. alba*, normalmente, são de porte sub-arbustivo e/ou arbustivo. Dentre os 332 exemplares marcados, apenas 5 não estavam sobre outras plantas, crescendo com suas folhas em contato direto com o solo.

A emissão de novas folhas em *I. alba* inicia-se a partir do final do mês de agosto e início do mês de setembro. A maioria dos indivíduos permanece emitindo novas folhas até meados do mês de maio. A partir dessa data grande parte dos organismos não emite mais folhas e as que ainda estão presentes fenecem e caem, restando, visível, apenas o ramo que sai do solo. Alguns poucos indivíduos (três no primeiro ciclo estudado e dois no segundo) não perderam as folhas nesse período. Entretanto, não emitiram novas. Na região de interseção entre limbo e pecíolo, existem dois nectários extraflorais que, pelo menos aparentemente, produzem néctar mesmo nas folhas mais velhas. Observaram-se que estas são sempre freqüentados por formigas.

Não havia um padrão definido para o número de ramos existente em cada planta. Foram encontrados exemplares com até 6 ramos. Estes possuíam, em média, 1,5 metros, podendo variar de 0,15 m a 4,5 metros.

Durante os meses de março (principalmente) e abril, havia emissão de flores, fenômeno que perdura não mais que uma a duas semanas. A coloração das flores era sempre branca e apareciam, normalmente, em grupos de, no máximo, cinco exemplares. Em abril havia produção de frutos tipo cápsula

com quatro sementes. Em nenhum momento, observou-se qualquer destas em processo de germinação. Normalmente apareciam plantas novas formadas por intermédio de rizomas.

Constataram-se, além de *O. tricolorata*, mais quatro outras espécies de cassidíneos alimentando-se desta planta: *Botanochara impressa* (Panzer, 1798); *Stolas lineatocollis* Boheman, 1850 e *Omaspides pallidipennis* Boheman, 1850, pertencentes, também, à tribo Stolaini e *Mettriona tenella* (Klug, 1829), da tribo Cassidini. Sempre nos locais onde estava presente *O. tricolorata* não havia *B. impressa*. Ao contrário, constatou-se que *S. lineatocollis* e *O. pallidipennis* sempre estão presentes nos mesmos ambientes. As larvas de *S. lineatocollis* têm comportamento semelhante às de *O. tricolorata*. A espécie *O. pallidipennis* também apresenta cuidados parentais, mas o número de indivíduos encontrado foi tão baixo que não permitiu qualquer pesquisa. Encontraram-se várias outras espécies, de diversas ordens, alimentando-se nas folhas e nectários extraflorais de *I. alba*. Dentre as comedoras de folhas, destacou-se um gafanhoto (Orthoptera: Acrididae), que ao se alimentar podia, acidentalmente, comer também ovos de *O. tricolorata*, mesmo com a presença da guardiã. Nos nectários extraflorais foram encontradas formigas até mesmo em folhas que, ao menos aparentemente, estavam fenecendo.

3.2- Biologia de *O. tricolorata*

Estes cassidíneos são encontrados, em atividade, nas folhas de *I. alba* a partir de meados de outubro (primavera), sendo mais abundantes nos meses de fevereiro e março (Figs. 3 e 4). Em torno da segunda metade do mês de abril e/ou primeira do mês de maio (outono), começam a procurar seus sítios de diapausa. Insetos subsociais, cabe somente à fêmea a guarda da prole. Esta

atividade é exercida desde a desova até que haja a emergência dos novos adultos.

Em média, estes coleópteros possuem 1,0 cm de comprimento e 0,5 cm de largura (Fig. 5). Embora as fêmeas sejam, normalmente, maiores do que os machos, esta característica não é regra geral. Encontraram-se casais em cópula onde a fêmea era menor que o macho. Não existe dimorfismo sexual externo que permita rápida e perfeita distinção entre os sexos. Apenas é possível distinguir entre os insetos adultos jovens (os que emergiram no ciclo em curso) e adultos maduros (aqueles que estavam em atividade reprodutiva) (Fig. 5). Esta distinção pode ser feita porque, quando emergem, têm élitros transparentes, inclusive não se observando as linhas pretas que delineiam suas bordas internas. Gradativamente vão tomando uma coloração verde-clara, que é uniforme em todo o organismo, com pequena diferença no tom verde, ligeiramente mais escuro, do pronoto. Após 5 ou 6 horas as carapaças já possuem esta tonalidade e a linha preta já está plenamente evidenciada. O endurecimento total dos élitros demora de 5 a 7 dias. Mesmo após estarem plenamente esclerotizados permanecem com a coloração verde-clara durante todo o restante do ciclo até entrarem em diapausa. Também nunca foram observados em cópula e/ou guardando prole no mesmo ciclo da emergência. Quando retornam de seus sítios de diapausa ostentam a coloração característica de adultos maduros: élitros amarelo-palha e pronoto marrom claro. Todos os indivíduos encontrados em cópula e/ou com prole sob seus cuidados tinham esta tonalidade. Em várias espécies do gênero **Cassida** os adultos também só atingem sua coloração definitiva após saírem da diapausa (KOSIOR, 1975).

Encontraram-se, além de *I. alba*, mais quatro espécies de convolvuláceas, *Ipomoea cairica*, *Ipomoea bona-nox*, *Ipomoea* sp e *Merremia*

sp. Em nenhuma destas foi encontrado qualquer exemplar de *O. tricolorata*. Esta constatação e uma tentativa, sem sucesso, de manter exemplares destes cassidíneos em laboratório em folhas de *I. cairica*, permitem afirmar que na Serra do Japi, *O. tricolorata* é uma espécie de hábito monófago, pois só se alimentam, adultos e larvas, em folhas de *I. alba*. Os adultos somente se alimentam da lâmina foliar e as larvas de 3º e 4º estádios comem a folha por inteiro, incluindo as nervuras (principal e secundárias) e o pecíolo. As marcas no limbo aonde se localiza a prole, são, inclusive, indicadores seguros do estágio em que se encontra o conjunto de larvas. Aquelas que se encontram em 1º e 2º estádios apenas se alimentam entre as nervuras, raspando o limbo, deixando a folha com um aspecto rendado (Fig. 6). Os adultos começam a se alimentar ou pelas bordas do limbo ou pelas bordas de algum orifício existente no meio deste. Nunca fazem buracos na folha para iniciar a alimentação.

ADULTOS DE *Omaspides tricolorata*

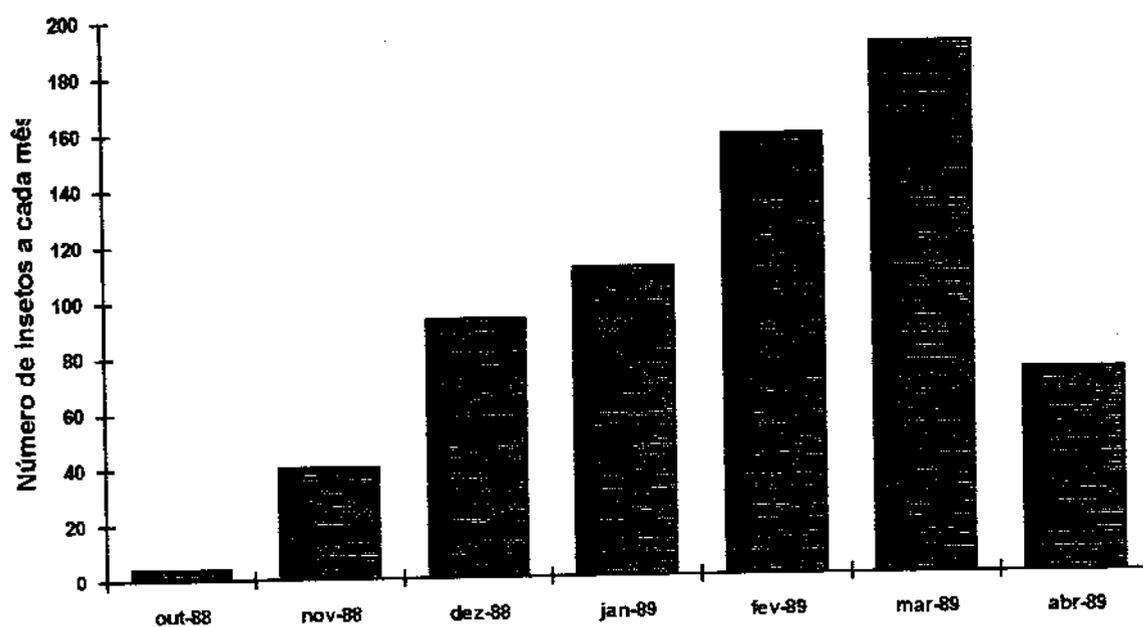


Figura 3- Adultos de *O. tricolorata* encontrados na Serra do Japi a cada mês, entre outubro/88 e abril/89.

ADULTOS DE *Omaspides tricolorata*

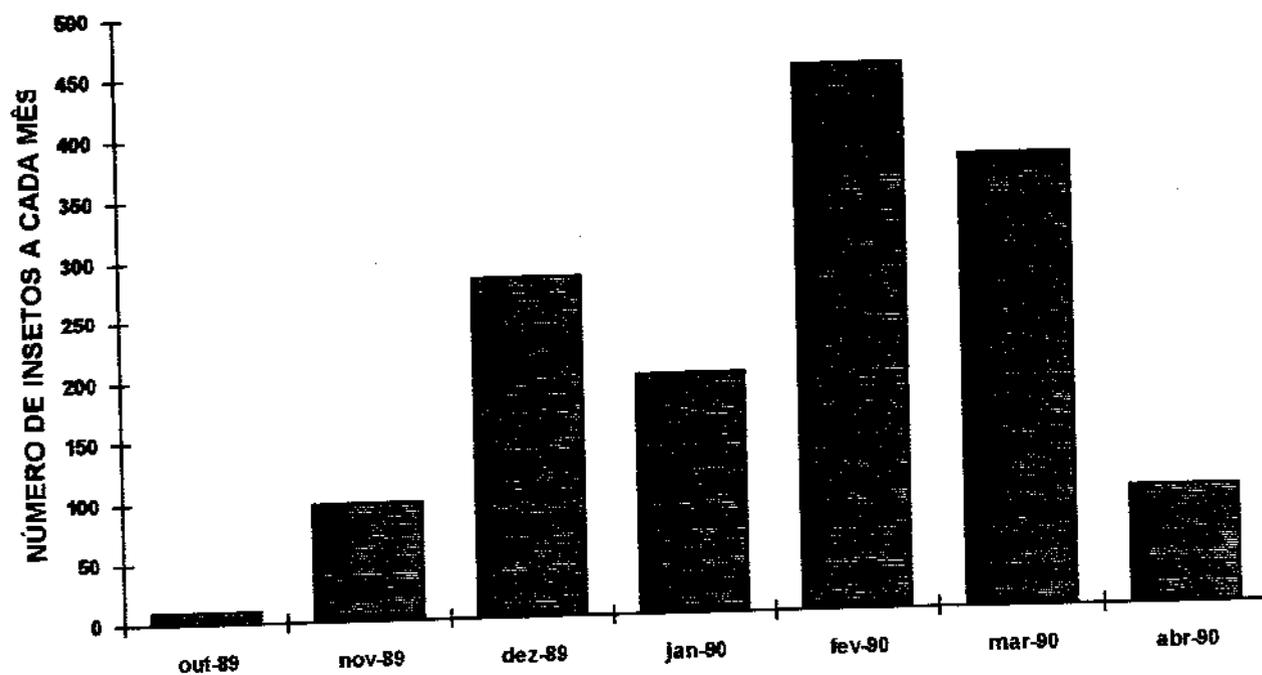


Figura 4- Adultos de *O. tricolorata* encontrados na Serra do Japi a cada mês entre outubro/89 a abril/90.



Figura 5- Adulto de *O. tricolorata* sexualmente maduro (com marca no élitro) e adultos jovens recém emergidos, com suas colorações características. Serra do Japi - março/90.

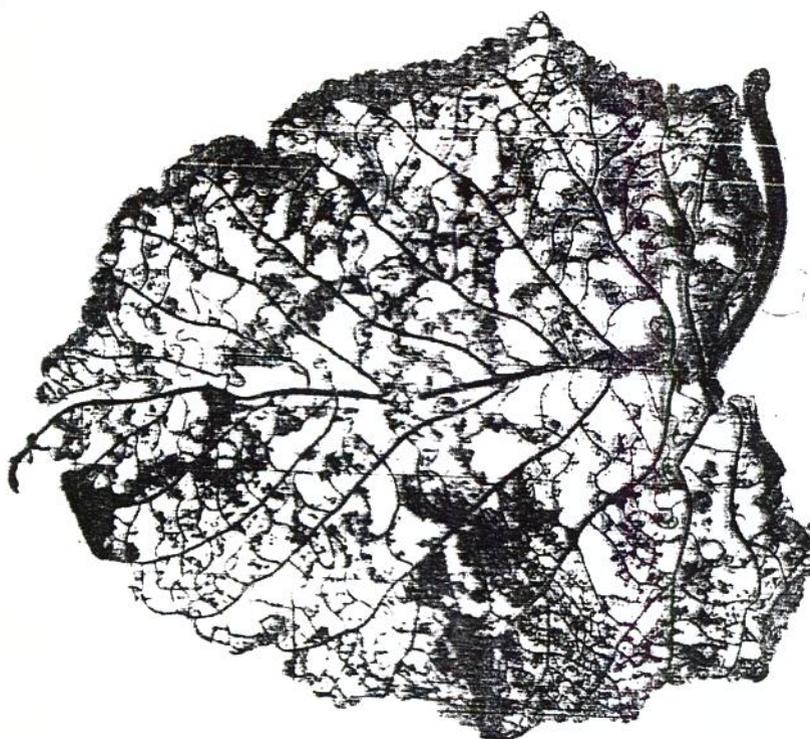


Figura 6- Aspecto da folha de *I. alba* após comida por larvas de *O. tricolorata* em primeiro estágio. Serra do Japi - novembro/88

3.2.1- Ovos

A desova destes cassidíneos consiste de ovos solidamente fixados entre si, situados na ponta de um pedúnculo, o qual é firmemente colado na folha por intermédio de uma substância fixadora (Fig. 7 A,B). A forma dos ovos é ovalada, sendo que o comprimento é, visualmente, em torno de duas vezes a largura. A grande agregação dos ovos não permitiu que fossem separados sem que o córion se rompesse, razão que impediu a obtenção das dimensões relativas a comprimento e largura, pois a precisão desejada não foi possível de ser alcançada nas tentativas feitas para medi-los. Medida aproximada pôde ser obtida de 5 ovos que permitiram separação e mostraram um comprimento de $1,42 \pm 0,11$ mm e largura de $0,61 \pm 0,15$ mm.

Os ovos não são cobertos por membrana, fezes ou por qualquer outro tipo de secreção, como é comum acontecer nos representantes dessa subfamília (MUIR & SHARP, 1904; GRESSIT, 1952; CHAPMAN, 1969; KOSIOR, 1975; HINTON, 1980; CROWSON, 1981; FRIEIRO-COSTA, 1984; BUZZI, 1988; JOLIVET, 1988). Logo após a oviposição os ovos têm a cor âmbar (Fig. 7A), tomando gradativamente a coloração amarelo-palha à medida que acontece o endurecimento do córion (Fig. 7B). Esta característica permite diferenciar as desovas recém colocadas daquelas com mais de cinco horas, período após o qual não se consegue mais distinguir uma desova nova de uma mais velha. Quando terminada, a desova apresenta forma semelhante à de um losango (Fig. 7 A, B).



A



B

Figura 7- Desovas de *O. tricolorata*: A- Recém depositada. B- Dois dias após oviposição. Serra do Japi - novembro/88

A oviposição é feita sempre em folhas da planta hospedeira. Não se observou qualquer preferência por plantas isoladas ou por aquelas que, utilizando as mesmas plantas suportes, apresentavam-se agrupadas, muitas vezes emaranhando os seus ramos entre si. Observou-se que as plantas que recebiam luz solar direta durante a maior parte do dia eram muito menos utilizadas. Embora tenham sido observados vários adultos de *O. tricolorata* nestas plantas, encontrou-se apenas uma desova em planta hospedeira nestas condições.

No início do primeiro ciclo contaram-se os ramos de 30 plantas de *I. alba*, verificando-se que existiam, em média, 3 ramos por planta e 18 folhas por ramo. Nesta contagem foram incluídas folhas de qualquer tamanho. O comprimento encontrado para estas folhas foi de $10,3 \pm 3,3$ cm e a largura foi de $8,9 \pm 4,3$ cm.

Ao contrário da contagem anterior, as medidas para se calcular o tamanho médio das folhas ocupadas por desovas realizaram-se apenas nas desenvolvidas. Apenas 02 desovas estavam em folhas em fase de crescimento.

Das 205 desovas acompanhadas, mediram-se as folhas onde se localizavam 134. As 71 restantes não permitiram medidas precisas por estarem parcialmente comidas por outros herbívoros. Por estas medições observou-se que as desovas estavam presentes em folhas com um comprimento de $10,6 \pm 3,0$ cm e uma largura de $9,6 \pm 2,8$ cm. Comparando-se estes resultados com aqueles obtidos na medição das folhas presentes nas plantas, observa-se que não é possível afirmar que existe uma preferência por determinado tamanho de folha. As desovas são encontradas em folhas cujos tamanhos não diferem

significativamente do tamanho médio encontrado para as folhas presentes na planta.

Além das oviposições acompanhadas nos dois ciclos, mais 10 fêmeas foram retiradas de suas desovas durante o mês de fevereiro de 1988. Todos estes 10 conjuntos de ovos foram predados em um intervalo que variou de 1 a 4 dias. Resultado semelhante foi encontrado em 72 das 73 oviposições que, por qualquer motivo, foram abandonadas pela guardiã durante os dois ciclos.

Todas as desovas de *O. tricolorata* acompanhadas localizavam-se na face abaxial das folhas. Destas, 183 (89,30 %) foram depositadas na extremidade distal e sempre sobre a nervura principal (Fig. 7 A, B). O restante, 22 desovas (10,70 %), estava situado no limbo da folha. Neste local não havia qualquer preferência por um ponto determinado, embora todas colocadas no limbo nunca estivessem na metade mais próxima ao pecíolo. Seis das oviposições encontradas no limbo estavam em folhas que tinham a extremidade, região onde normalmente seriam fixadas, comidas por algum outro herbívoro. Tais resultados dispensam a realização de qualquer teste para se afirmar que os organismos dessa espécie exercem nítida opção pela face abaxial da folha e, nesta, preferem utilizar um ponto específico para desovarem.

Segundo CHAPMAN (1969) e SINGER (1986), a escolha do local correto para deposição dos ovos tem grande importância na sobrevivência destes e dos imaturos após a eclosão. A literatura sobre cassidíneos informa que várias espécies, tropicais ou não, preferem a face abaxial para depositarem seus ovos. FRERS (1922), informa, embora sem discutir as razões, que *Chelymorpha indigesta* (Boh), *C. variabilis* (Boh) e *Mettriona argentina* Spaeth, cassidíneos não subsociais, preferem ovipositar na face abaxial das suas plantas hospedeiras.

KOSIOR (1975), a partir de suas próprias observações e das de vários outros autores por ele citados, concluiu que a maioria das espécies do gênero *Cassida* prefere desovar na face abaxial das folhas das plantas hospedeiras, visando, principalmente proteção, seja contra fatores físicos desfavoráveis do ambiente, seja contra inimigos naturais. FRIEIRO-COSTA (1984), comprovou que *Gratiana spadicea* (Klug, 1829), prefere a face abaxial das folhas de *Solanum sisymbriifolium* Lam. (Solanaceae) para ovipositar, especulando que a temperatura seria o fator ecológico responsável por esta preferência.

Em *O. tricolorata*, a temperatura provavelmente é um dos fatores fundamentais na escolha da face abaxial da folha para a oviposição. Primeiro, porque, com uma única exceção, não se encontraram desovas em plantas que ficavam a maior parte do dia expostas ao sol; segundo, porque a atividade maior das larvas, seja para se alimentarem, seja para deslocarem-se até uma outra folha, dava-se a partir do crepúsculo vespertino, prosseguindo até mais ou menos 23 horas e reiniciando em torno de 4 horas e findando ao final do crepúsculo matutino, que ocorria por volta de 6 horas da manhã. Apenas quando o dia estava nublado, prenunciando chuva (ou logo após ter chovido), e as temperaturas eram mais amenas ou quando a planta em que se localizavam ficava quase que totalmente sombreada pelas plantas suportes, é que essas larvas encontravam-se em atividade alimentar em outras horas da manhã. À tarde só avistaram-se larvas em atividade imediatamente após a eclosão e, mesmo assim, por pouco tempo. Estes resultados demonstram que as larvas desta espécie estão ativas principalmente fora dos momentos de temperaturas mais altas. Relembre-se que esta espécie está presente em atividade a partir da segunda metade da primavera e, principalmente, no verão, que, segundo PINTO (1992) é quente e chuvoso. De acordo com WIGGLESWORTH (1972), larvas de

Leptinotarsa sp. (Chrysomelidae) morrem quando a quantidade de água em seus corpos cai abaixo de 60 %; MAW (1976), informou que larvas de primeiro estágio de **Cassida hemisphaerica** Hbst. (Chrysomelidae: Cassidinae), são muito susceptíveis à dessecação. A partir dos resultados obtidos e dos dados provenientes das citações, é possível especular-se que um dos fatores que determinam a preferência pela colocação dos ovos na face abaxial seja a necessidade de preservar os estádios imaturos da dessecação provocada pelas altas temperaturas, uma vez que ovos e larvas permanecem por um longo período nas folhas. Em **I. alba** a superfície foliar e a coloração das folhas, até que comecem a se tornar senescentes, são uniformes em ambas as faces (BLANCO, 1978), logo pode ser descartada a preferência em razão de haver melhores condições para fixação. Nunca observaram-se oviposições em folhas que possuíssem a coloração verde e a textura modificadas por causa da idade ou qualquer outro fator.

Outra característica que pode levar a oviposição ser realizada na porção distal é a predação por formigas que freqüentam os nectários extraflorais da planta hospedeira. Identificaram-se exemplares pertencentes aos gêneros **Pseudomyrmex** sp, **Iridomyrmex** sp, e **Crematogaster** sp. Observaram-se organismos dos gêneros **Crematogaster** sp e **Pseudomyrmex** sp predando oviposições e de **Iridomyrmex** sp predando larvas. A região mais próxima aos nectários extra florais é mais visitada pelas predadoras. Este comportamento foi inferido (porém não quantificado) da observação de 23 conjuntos de ovos abandonados encontrados intactos em datas posteriores à primeira constatação de abandono. Esta observação demonstra que, embora as formigas patrulhem a folha em toda a sua extensão, as visitas à extremidade distal são feitas com menor freqüência do que aquelas realizadas na região mais próxima aos

nectários. Constatou-se, ainda, que a fêmea de *O. tricolorata* percebe o aparecimento de um inimigo natural através do movimento deste na folha. Ao contrário de algumas espécies de insetos subsociais, cujas fêmeas cuidam de uma única prole e morrem (e.g. DIAS, 1975; 1976), verificou-se que as fêmeas de *O. tricolorata* podem ser ativas em pelo menos dois ciclos. Portanto, pode ser mais interessante à fêmea deixar-se cair ao solo, abandonando por alguns minutos a prole e assim fugir a ação de um eventual predador, do que permanecer no local e ser predada. Estando a oviposição em região menos visitada pode voltar antes que esta tenha sido atacada.

Um outro fator que pode ser aventado para essa colocação das oviposições é a possibilidade destas ficarem submersas pela água da chuva caso fossem colocadas na face adaxial, devido a morfologia da folha. O período de atividade destes cassidíneos coincide com o período de maior intensidade de chuvas. Portanto, a fixação dos ovos na extremidade distal do limbo, pode impedir que a desova fique submersa e haja morte dos embriões pelo acúmulo de água.

Constatou-se, também, que imediatamente após a eclosão, as larvas colocam-se em torno da desova e iniciam a alimentação, seguindo comendo a folha em direção ao pecíolo e dali passando para outra. Se a desova estivesse fixada em locais mais perto do pecíolo haveria um gasto maior de energia pelas larvas, quer deslocando-se para a extremidade distal para iniciar a alimentação, quer mudando de folha antes que todo o recurso disponível daquela em que estavam tivesse sido aproveitado. Diversas observações, em vários conjuntos de larvas (tanto de *O. tricolorata*, quanto de *S. lineatocollis*) que se deslocavam de uma folha comida para outra, mostraram que o conjunto subia pelo pecíolo e caminhava pela nervura principal até a extremidade distal, para só

então iniciar a alimentação (Fig. 8). Este comportamento permite, também, que as larvas de *O. tricolorata* já tenham atingido maior tamanho quando o recurso não mais estiver disponível, despendendo menor quantidade de energia para se movimentarem até outra folha.

3.2.1.1- Número médio de ovos por oviposição

No primeiro ciclo estudado contaram-se $55,2 \pm 9,6$ ovos por desova ($n= 939$ ovos em 17 desovas), amplitude de 35 a 71 ovos. No ciclo seguinte $55,0 \pm 13,3$ ovos ($n= 2.146$ ovos em 39 desovas), variando entre um mínimo de 28 a um máximo de 80 ovos. Computando-se os dois ciclos, verifica-se que as oviposições constavam de $55,1 \pm 12,2$ ovos por desova ($n = 3.085$ ovos em 56 desovas).

3.2.2- Larvas

Estes cassidíneos passam por cinco estádios larvais ao longo de seu desenvolvimento. As larvas são alongadas e achatadas dorso-ventralmente. Possuem diversos espinhos laterais e uma furca no último segmento abdominal. Neste local são agregadas fezes e as exúvias eliminadas durante as diversas ecdises. Esta particularidade é comum a todos os representantes desta subfamília (MUIR & SHARP, 1904; FRERS, 1922; 1925; TAKIZAWA, 1980; FREIRE, 1982). EISNER et all (1967), associaram tal característica a um comportamento destinado a proteger estes imaturos de seus inimigos naturais. Têm coloração amarelo-palha com algumas pintas marrons na região superior da cabeça. A característica de agregar as exúvias das mudas anteriores à furca permite que se conheça com exatidão o estádio em que se encontra a larva pelo exame das cápsulas cefálicas

3.2.3- Pupa

Ao contrário do que acontece em outras espécies de cassidíneos que perdem as fezes e exúvias agregadas à furca ao empupar (FRERS, 1922; SIEBERT, 1975; VASCONCELLOS-NETO, 1987; BUZZI, 1988), pupas de *O. tricolorata* permanecem com estas substâncias agregadas.

Logo após atingirem o estágio pupal, estes organismos têm coloração amarela que vai gradativamente escurecendo e após, aproximadamente 24 horas, apresentam cor marrom escura brilhante (Fig. 9). Ao serem molestadas por algum inimigo natural, moviam ritmicamente as exúvias com fezes para cima e para baixo mantendo o corpo imóvel ou movimentavam o corpo na mesma direção, permanecendo o conjunto agregado à furca parado sobre o abdome. Estes movimentos tinham como efeito desalojar ou dificultar a fixação de inimigos naturais sobre o corpo da pupa.



Figura 8- Larvas de *S. lineatocollis* deslocando-se ao longo da folha para se alimentar na extremidade distal. Serra do Japi - fevereiro/89



Figura 9- Pupas de *O. tricolorata* imbricadas no ramo principal de *I. alba*, durante o ciclo compreendido entre outubro/89 e maio/90, na Serra do Japi.

3.3- Período médio de desenvolvimento dos imaturos de *O. tricolorata*.

3.3.1 - Duração do período de incubação .

Todas as larvas de uma mesma desova eclodiam no mesmo dia, com algumas horas de intervalo entre a primeira e a última. O tempo necessário à complementação da incubação foi, para o primeiro ciclo pesquisado, de $14,4 \pm 4,5$ dias ($n = 44$ proles). Já no período compreendido entre primavera de 1989 a outono de 1990, a eclosão das larvas aconteceu $16,1 \pm 4,2$ dias após a oviposição ($n = 76$ proles). Totalizando estes resultados parciais, observa-se que esta espécie teve um período de incubação dos ovos de $15,5 \pm 4,4$ dias ($n = 120$ proles) durante os ciclos de 88/89 e 89/90.

3.3.2- Duração do período larval

Este é o mais longo dos estágios de desenvolvimento deste coleóptero. No primeiro ciclo, as larvas levaram $27,4 \pm 5,2$ dias ($n = 39$ proles), desde que eclodiram até atingirem o estágio pupal. No ciclo de 89/90, o intervalo foi $28,6 \pm 5,2$ ($n = 47$ proles). Os resultados totais mostram que o estágio larval foi completado em $28,0 \pm 5,2$ dias ($n = 86$ proles).

As larvas permaneciam nas folhas pelo tempo necessário para atravessar os cinco estádios. No último desciam por um dos ramos da hospedeira até a um local onde se posicionavam imbricadas (Fig. 9), fixadas firmemente pela porção final do abdome. Embora não seja regra geral, na grande maioria das vezes procuravam o ramo principal e posicionavam-se próximas da região onde este ramo saía do solo. Tanto no ramo principal como em secundários, somente se imbricavam em locais sombreados pelas plantas suportes. Em duas ocasiões

encontraram-se pupas fixadas em círculo nas folhas, mas em pequeno número: três e cinco, respectivamente. Foram predadas (o conjunto de três, por formigas e o de cinco, por esperança), com exceção de uma que foi levada a laboratório, tendo completado o desenvolvimento, com a emergência do adulto. As larvas imbricadas no ramo transformavam-se em pré-pupas e em pupas. A exúvia do último estágio larval ficava presa na porção final do abdome e parece auxiliar na fixação da pupa no ramo.

3.3.3- Duração do período pupal

No ciclo de 88/89, este estágio teve a duração de $13,6 \pm 5,9$ dias ($n = 23$ proles). Já no período compreendido entre primavera de 89 a outono de 90, o tempo necessário até à emergência dos adultos completou-se em $13,7 \pm 5,7$ dias ($n = 25$ proles). Nos dois ciclos a duração do último estágio imaturo foi de $13,7 \pm 5,3$ dias ($n = 48$ proles). A intensa agregação e o modo como se inserem imbricados no ramo (Fig. 9), impediram qualquer contagem precisa, não permitindo, ainda, qualquer quantificação da atuação de predadores que por acaso as removessem.

3.3.4- Duração do período total de desenvolvimento

O tempo total de desenvolvimento dos imaturos de *O. tricolorata* foi de $56,5 \pm 6,6$ dias no primeiro ano acompanhado e de $58,2 \pm 4,6$ dias para o segundo ciclo. Para os dois anos estudados o valor foi de $57,3 \pm 5,7$ dias. Este período fica bem delimitado quando se analisa graficamente o encontro mensal de novas desovas durante o ciclo de atividades destes insetos (Figs 10 e 11). Por estas figuras evidencia-se que os picos de oviposição ocorrem durante os meses de dezembro e fevereiro. Embora comecem a aparecer nas plantas hospedeiras a partir de outubro, a maioria só inicia a oviposição em dezembro, seja porque

houve dificuldades no encontro entre machos e fêmeas, seja porque só abandonaram os sítios de diapausa após haver temperaturas mais altas e chuvas mais intensas. Com as chuvas a hospedeira desenvolve mais ramos e folhas e, desta maneira, estes herbívoros têm assegurado os nutrientes que necessitam durante o longo tempo que perdura o estágio de larva. Como, em média, cuidam da prole durante dois meses, a maioria só estará apta para nova oviposição em fevereiro. A partir de então começa a diminuir o número de novas desovas porque grande parte das fêmeas está com prole até finais de março e início de abril. Em maio a oviposição cessa completamente. A partir do mês de abril a temperatura média começa a diminuir e a maioria das folhas da hospedeira já está em fase senescente. Qualquer nova prole nesta época teria menores probabilidades de evoluir até a fase adulta.

NOVAS DESOVAS

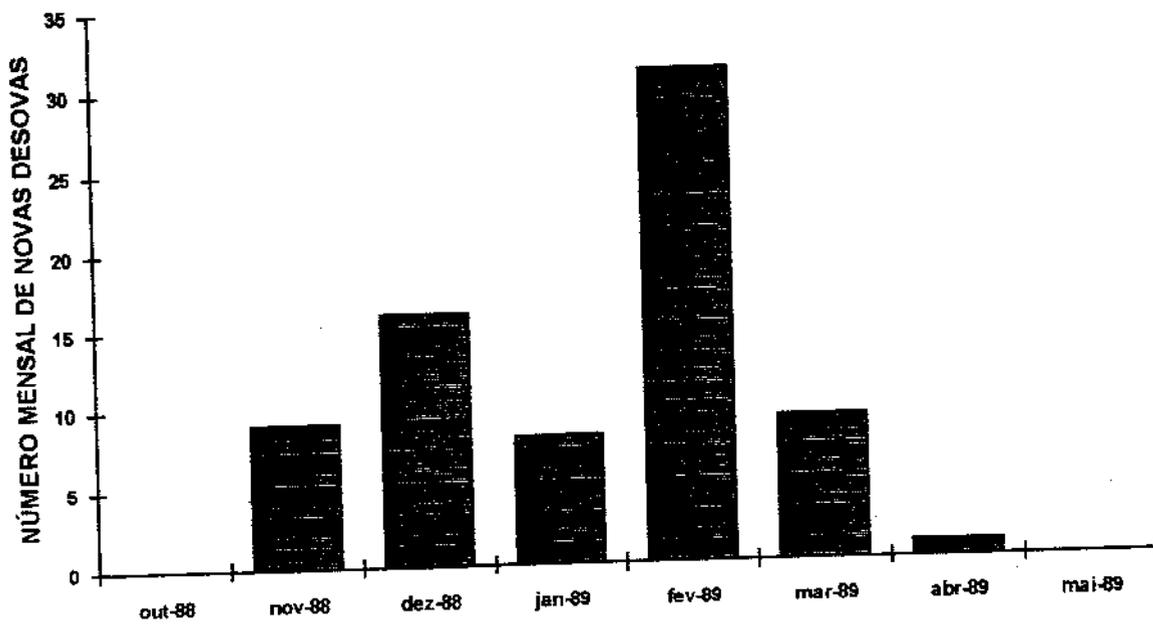


Figura 10- Número de novas desovas encontradas a cada mês do ciclo de atividades de *O. tricolorata*, durante o período de outubro/88 a maio/89. Serra do Japi.

NOVAS DESOVAS

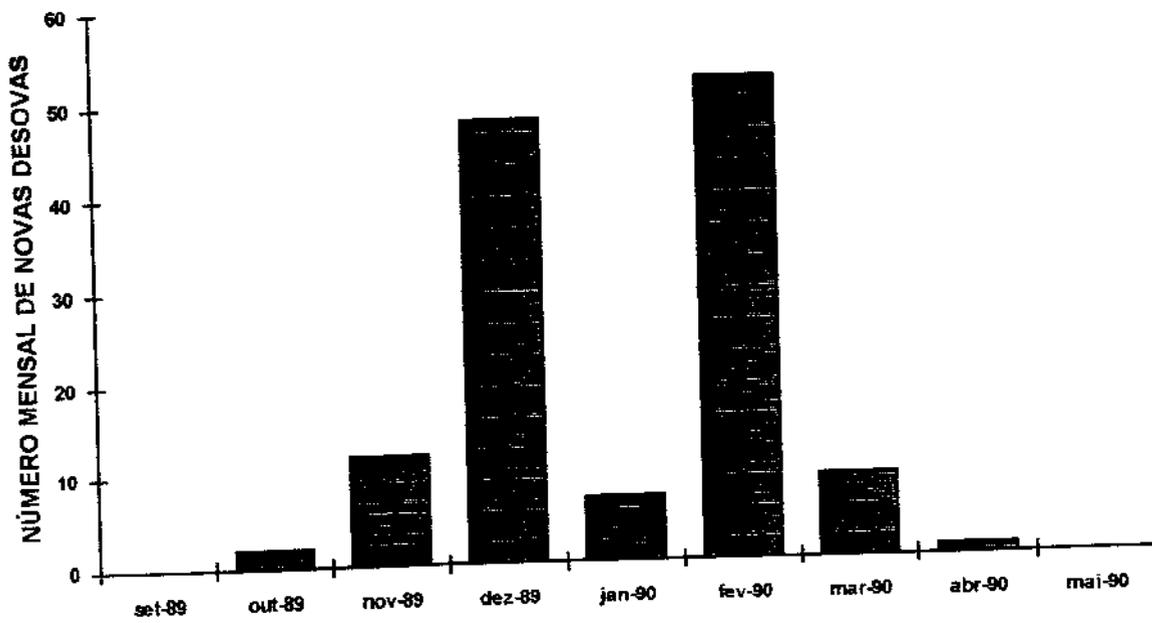


Figura 11- Número de novas desovas encontradas a cada mês do ciclo de atividades de *O. tricolorata*, durante o período de setembro/89 a maio/90. Serra do Japi

Comparando-se estes resultados com aqueles referentes ao desenvolvimento de cassidíneos tropicais não subsociais (FREIRE, 1982; VASCONCELLOS-NETO, 1987; BUZZI, 1988), constatou-se que, para o desenvolvimento desde ovo até a emergência do adulto, *O. tricolorata* necessita, de um período médio aproximadamente duas vezes maior. Esperava-se esta característica, pois quando espécies se adaptam a ambientes estáveis, climaticamente previsíveis tendem a se tornar "K" estrategistas (segundo a definição de MACARTHUR & WILSON, 1967) WILSON (1975). Uma característica importante destes organismos é, exatamente, maior permanência nos estágios imaturos. A Serra do Japi é uma região estável, não só do ponto de vista climático (PINTO, 1992), como em relação aos recursos disponíveis aos organismos que ali habitam (MORELLATO & LEITÃO-FILHO, 1992). Embora a planta hospedeira de *O. tricolorata* tenha a maioria de suas folhas não disponíveis aos insetos a partir de meados do outono, rebrota em torno do final do inverno, estando, novamente à disposição dos herbívoros no início da primavera.

Aparentemente a magnitude dos desvios referentes ao tempo de permanência em cada estágio imaturo, pode levar a acreditar que os resultados obtidos são erráticos (principalmente os que se referem ao estágio pupal). Entretanto, análise das médias encontradas mostrou que os resultados estão dentro do padrão esperado (Aquiles Eugênio Piedrabuena, comunicação pessoal) Não pode ser esquecido, também, que a pesquisa foi conduzida apenas no campo, em época de chuvas, o que contribuiu para que muitas vezes a temperatura média sofresse bruscas alterações, influenciando no período de desenvolvimento do inseto estudado. Por se tratar de pesquisa pioneira, preferiu-se fazer toda e qualquer observação em ambiente o mais natural possível, com mínima interferência (conforme método recomendado por DEAG, 1981). Embora

não quantificado, a observação visual mostrou que algumas plantas hospedeiras tinham o conjunto de suas folhas mais velho e alterado quanto à coloração do que o conjunto de outras. Portanto, o alimento não era uniforme entre os conjuntos estudados. Isto pode se constituir em fator modificador do período de desenvolvimento, gerando variações quanto ao tempo de permanência necessário em cada estágio (BECK & REESE, 1976; MITCHELL, 1981). Segundo MORELLATO (1992) e RODRIGUES & SHEPHERD (1992), o solo predominante na Serra do Japi é pobre em nutrientes, que são repostos pela decomposição da serrapilheira. Essa característica pode levar a alterações quantitativas e qualitativas, de planta para planta, dos diversos nutrientes disponíveis aos imaturos, alterando o seu tempo de desenvolvimento (van EMDEN & WAY, 1972; MATTSON, 1980; SCRIBER & SLANSKY, Jr., 1981; PRICE, 1984; SCHOWALTER, 1985; VITOUSEK, 1985; TALLAMY & WOOD, 1986; CATES, 1987; TABASHNIK & SLANSKY Jr. 1987). WINDSOR (1987), trabalhando no Panamá, durante o primeiro semestre de 1985, com *Acromis sparsa* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), observou uma amplitude variando de 10 a 17 dias de duração para o estágio de pupa. Não se referiu aos outros estádios e não discutiu os motivos dessa duração.

Percentual médio do tempo de permanência em cada estágio imaturo

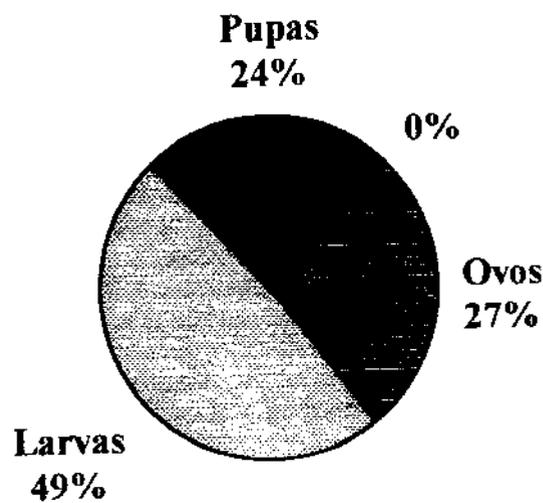


Figura 12- Duração percentual média de cada estágio imaturo de *O. tricolorata* computados os dois ciclos pesquisados (Tempo médio total = 15,5 dias + 28,0 dias + 13,7 dias = 57,2 dias). Serra do Japi

3.4- Destino das proles de *O. tricolorata* nos dois ciclos pesquisados

No primeiro ciclo estudado acompanhou-se o desenvolvimento de 74 oviposições. Todas sem exceção foram atacadas, total ou parcialmente, por inimigos naturais. Um total de 23 desovas (31,1 %), foi atacado e totalmente destruído. Das 51 proles onde pelo menos um indivíduo chegou ao estágio larval, 12 (23,5 %), foram totalmente consumidas por predadores e/ou parasitóides. Nos 39 conjuntos restantes, pelo menos um indivíduo conseguiu atingir o estágio pupal. Os inimigos naturais atacaram completamente 15 (38,5 %) destes, resultando em 23 proles onde houve emergência de pelo menos um inseto adulto (Fig. 13). Como houve união de duas proles no último estágio larval e empuparam juntas, não foi possível saber com certeza de qual conjunto eram provenientes os adultos emergidos. O número de proles em que houve emergências corresponde a 59,0 % do total de conjuntos que atingiu o estágio pupal e a 31,1 % daqueles conjuntos acompanhadas desde o estágio de ovo. Emergiu um total de 223 adultos destas 23 proles.

No segundo ciclo acompanhou-se o desenvolvimento de 131 proles, 56,5% a mais do que no período anterior. Neste ciclo tiveram o seguinte destino: em 81 delas (61,8 %), houve eclosão de pelo menos um indivíduo. Destas, 34 (42,0%), foram predadas totalmente e nas restantes 47 (58,0 %), embora parcialmente atacadas, houve passagens ao estágio pupal. Em 25 proles (53,1 %) ao menos um indivíduo conseguiu emergir (Fig. 14). O total de adultos provenientes destes conjuntos foi de 288. Neste ciclo, aparentemente, um dos conjuntos não foi atacado por qualquer inimigo natural, pois sua desova era constituída de 49 ovos e houve emergência de 46 adultos. Em exame posterior verificou-se que três estavam intactos, não se podendo afirmar se as eclosões

deixaram de ocorrer por serem inférteis ou por terem sido atacadas por parasitóide e, por alguma razão, estes não conseguiram se desenvolver. Embora possível, é pouco provável que tenha havido este ataque, já que os outros ovos não foram atacados e apenas três ovos parasitoidados, em um total de 49, é um número muito baixo para o que foi observado nas demais proles. Especialmente ao se considerar que o recurso ao parasitóide é escasso, não seria de se esperar que a atuação se limitasse a tão poucos ovos.

Nos dois ciclos estudados houve emergências em 49 das 205 proles acompanhadas, correspondendo a um percentual de 23,4 % dos conjuntos inicialmente presentes na natureza.

Analisando-se estes dados, observa-se que o percentual de sobrevivência dos conjuntos é expressivo, se comparado com o de outros insetos (ABBAS, NAKAMURA & HASYIM, 1985; NAKAMURA, PUDJIASTUTI & KATAKURA, 1992) e com o de outros cassidíneos (NAKAMURA & ABBAS, 1987; 1989). Esta característica deve ser creditada à eficiência do cuidado maternal, que embora não livre a prole de todos os ataques, permite que boa parte consiga chegar à fase adulta.

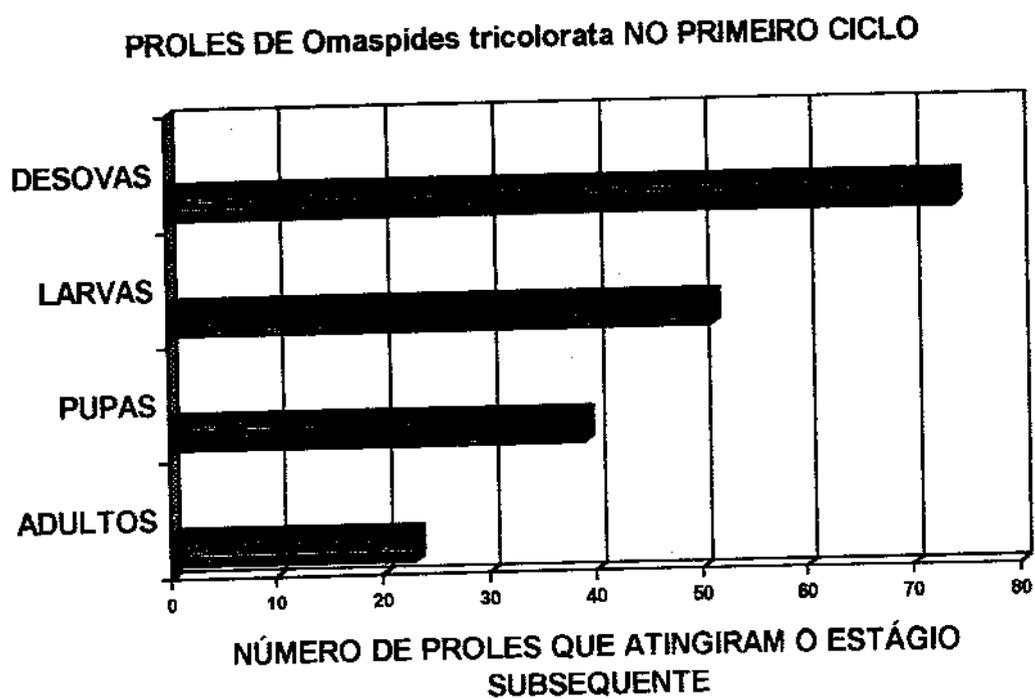


Figura 13- Proles de *Omaspides tricolorata* acompanhadas ciclo de outubro/88 a maio/89. Serra do Japi

PROLES DE *Omaspides tricolorata* NO SEGUNDO CICLO

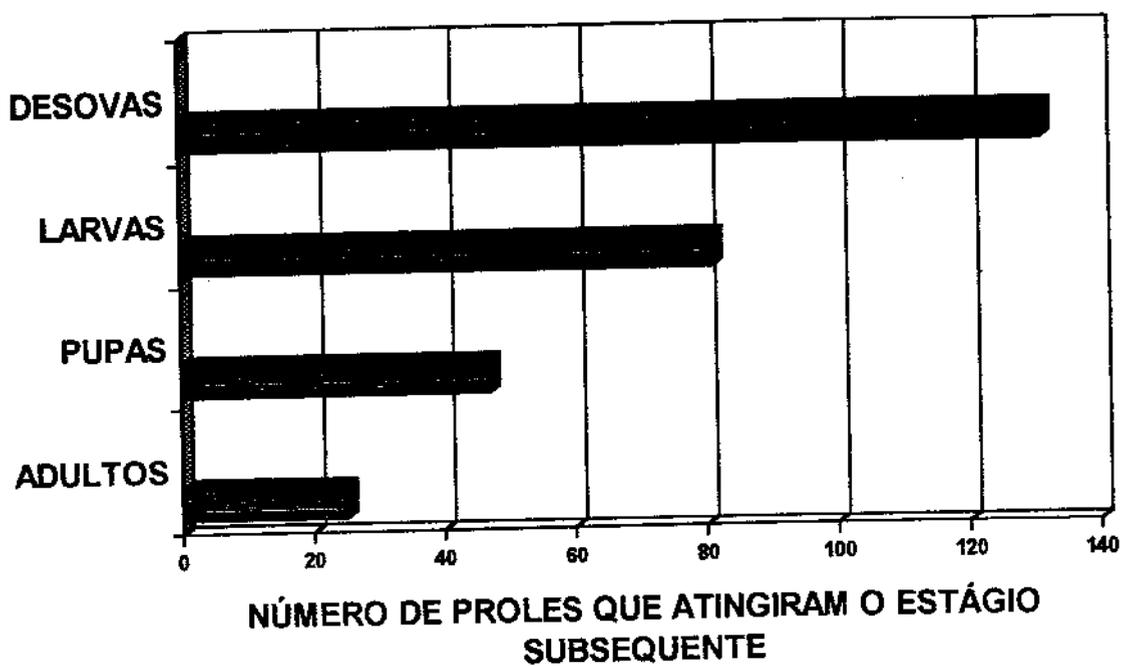


Figura 14- Proles de *Omaspides tricolorata* acompanhadas no ciclo de outubro/89 a maio/90. Serra do Japi

3.5- Intervalo entre duas proles de uma mesma fêmea

Um total de 27 fêmeas produziu 2 proles em um mesmo ciclo, sendo que 9 o fizeram no 1º e 18 no 2º. O intervalo de tempo entre as duas proles foi bastante variável, embora tenha mostrado maior constância [$20,3 \pm 4,1$ dias ($n = 8$)] quando o inseto conseguiu levar sua prole até à emergência dos novos adultos.

Devido ao longo período de tempo que é investido pelas fêmeas até a emergência dos adultos, seria de se esperar um menor intervalo entre duas proles para que estas pudessem melhor explorar os recursos disponíveis. Em recursos disponíveis estão relacionados, principalmente, alimento e espaço para oviposição, uma vez que nunca duas fêmeas ovipositaram na mesma folha e, raramente, o fizeram no mesmo ramo. Pode-se levantar uma hipótese para se tentar explicar o tempo gasto entre duas proles: necessidade de recompor suas reservas energéticas. Enquanto cuidava da prole, a fêmea foi observada alimentando-se apenas durante o período no qual os imaturos estavam no estágio larval. Ficou 14 dias, em média, sem se alimentar enquanto os imaturos desenvolviam-se de pupas até adultos. Após a oviposição irão permanecer sem alimentos 16 dias, em valores médios, até que haja eclosão das larvas. É provável que o grande intervalo entre o término de uma prole e a nova oviposição seja empregado na reposição adequada de suas próprias reservas, capacitando-se para exercer do melhor modo possível a guarda da nova prole (TRIVERS, 1974).

Observaram-se, no segundo ciclo acompanhado, 6 das 44 fêmeas marcadas no período anterior (13,7 %), com novas proles. Em esporádica viagem à área de pesquisa, realizada em novembro de 1990, encontrou-se fêmea marcada no ciclo 89/90, tomando conta de nova desova. Estes resultados

demonstram que as fêmeas dessa espécie têm grande longevidade (machos marcados em um ciclo nunca foram encontrados em outro).

Essa longevidade constatada é esperada, primeiro por que, por definição, subsocialidade compreende contato de pelo menos um dos pais com a sua prole (MICHENER, 1969; WILSON, 1971; 1975; MATTHEWS & MATTHEWS, 1978; EICKWORT, 1981; TALLAMY & WOOD, 1986); segundo, por que como o investimento da fêmea em tempo, energia e exposição à atuação dos diversos fatores ecológicos ao cuidar dos estádios imaturos é muito grande, beneficia-se com mais de uma prole por ciclo e sobrevivendo a mais de um ciclo. O investimento necessário para se cuidar dos imaturos só é compensador se a taxa de reprodução da prole que recebeu os cuidados for maior do que se não tivessem obtido qualquer auxílio da guardiã (WOOD, 1976a; 1977; 1984; TALLAMY, 1984; TALLAMY & WOOD, 1986; CLUTTON-BROCK, 1991). Por exemplo, segundo HASSEL (1978); TALLAMY (1984) e TALLAMY & WOOD (1986), os ovos colocados em conjunto podem ser mais atraentes a um predador, por diminuir o seu próprio esforço, do que se estivessem isolados. Segundo WILLIAMS (1966) e COCKBURN (1991), o custo despendido em um dos quatro estágios do ciclo de desenvolvimento, deve ser repostado em algum outro. No que toca a *O. tricolorata*, como despende muito tempo e energia cuidando da prole, a compensação é feita com um maior tempo de sobrevivência.

Levaram-se a laboratório vários exemplares destes insetos para criação em condições controladas. Adultos, apesar de copularem, não ovipositaram. Ademais, quatro fêmeas com proles, retiradas de área onde não se desenvolvia a pesquisa (Paraíso II), abandonaram os imaturos antes mesmo de chegarem ao estágio pupal. Embora não quantificado, o tamanho das larvas, pupas e adultos desenvolvidos a partir destas progênes era, visualmente, menor

do que aqueles que se desenvolviam na natureza. Por falta de tempo hábil e para não se perder dados das proles no seu habitat natural, nenhuma outra tentativa de criação em laboratório foi realizada. Pelos mesmos motivos, também, não houve qualquer preocupação em se determinar as causas do fracasso da criação em laboratório.

IV- CONCLUSÕES

1- *Omaspides tricolorata* é uma espécie herbívora, possuindo, na Serra do Japi, hábitos monófagos, tanto no estágio adulto como nos diversos estágios larvais. Alimentam-se apenas em *Ipomoea alba* (Convolvulaceae), preferencialmente durante o período noturno, horário em que a temperatura ambiente é mais amena.

2- As fêmeas de *O. tricolorata* ovipõem somente em folhas da planta hospedeira e têm nítida predileção por depositarem seus ovos na face abaxial. Devido à menor frequência de formigas predadoras, preferem ovipositar na extremidade distal, sobre a nervura principal.

3- Devido à permanência da fêmea diuturnamente sobre os ovos, estes não são protegidos por qualquer estrutura (lamelas e/ou fezes), como é comum acontecer em várias espécies da subfamília cassidinae.

4- O aspecto da folha da hospedeira é um indicador seguro do estágio de desenvolvimento das larvas, uma vez que as larvas de 1º e 2º estágio apenas raspam o limbo da folha, deixando-a com um aspecto rendado. As de 3º e 4º, por possuírem mandíbulas mais desenvolvidas, comem toda a folha, inclusive as nervuras e o pecíolo.

5- As larvas apenas buscam nova folha para se alimentar quando a que estão já não tem mais qualquer recurso disponível. Com isto evitam tanto gasto de energia, movimentando-se para outra folha como passar pela região onde se localizam os nectários extraflorais, onde é maior a frequência de formigas predadoras.

6- Para aproveitar completamente o recurso, ao chegarem à uma nova folha as larvas caminham seguindo a nervura principal até à região distal e somente aí iniciam a alimentação, deslocando-se gradativamente em direção ao pecíolo.

CAPÍTULO II

Comportamento reprodutivo de *Omaspides tricolorata* Boheman, 1854 na Serra do Japi, Jundiaí- SP.

I- INTRODUÇÃO

1.1- Comportamento de insetos

O comportamento dos outros animais sempre foi objeto de grandes preocupações por parte do homem, seja quando necessitava deste conhecimento para sobreviver, seja fazendo comparações visando um entendimento maior de suas próprias atitudes (GOIDANICH, 1956; BROWN, 1975; ATKINS, 1980; ALCOCK, 1989). Dentre os padrões de comportamento muito estudados pelo homem, sobressaem-se aqueles referentes aos animais sociais. Especial destaque é dado aos estudos realizados com os insetos Eusociais (abelhas, formigas, vespas e cupins). Em WILSON (1971; 1975), encontram-se vastas bibliografias sobre este assunto.

Várias espécies de insetos, porém, apresentam padrões comportamentais que, a um exame superficial, poderiam levar um observador menos informado a classificá-las como sociais. Na verdade não o são. Um exame mais acurado demonstra que o comportamento exibido por essas espécies não se harmoniza com os conceitos que definem os organismos sociais propriamente ditos (Eusociais). Como apresentam ações que sugerem um nível primitivo de sociabilidade foram definidos como Subsociais (MICHENER, 1969; WILSON, 1971; TALLAMY & WOOD, 1986). Os estudos destas espécies são de imensa importância para a compreensão da Eusocialidade, em especial, de como ocorreu a evolução deste comportamento.

1.1.1- Subsocialidade em insetos

Os insetos são considerados subsociais quando um ou ambos os pais permanecem em contato com os imaturos após a oviposição. Este comportamento é materializado no conceito do cuidado parental, aqui definido como conjunto de unidades comportamentais, de um ou ambos os pais, que concorre para evitar ou minimizar a atuação de fatores bióticos ou abióticos adversos à sobrevivência dos imaturos da progênie sob seus cuidados. Na execução de tal atividade reduz-se a capacidade do organismo em investir em outras proles. Assim, o resultado obtido é traduzido por maior eficiência na exploração do recurso disponível. Em conseqüência, obterá maior sucesso reprodutivo, uma vez que esta última característica é dada em função da fecundidade e sobrevivência de cada indivíduo, estando relacionada com o tamanho da prole e com a capacidade de retirar o máximo benefício da exploração dos recursos do ambiente (BEQUAERT, 1935; HINTON, 1944; MICHENER, 1953; 1969; WILSON, 1971; BROWN, 1975; THORNHILL, 1979; DEAG, 1981; MITCHELL, 1981; CALOW & TOWNSEND, 1981; CALOW, 1984; EBERHARD, 1986; TALLAMY & WOOD, 1986; WINDSOR, 1987; SLOBODCHICOFF & SHIELDS, 1988; CLUTTON-BROCK, 1991). Segundo BROWN (1975), este comportamento compõe, juntamente com outros modos de auxílio entre organismos inter-relacionados, um dos três maiores motivos que determinam a organização social. Os outros dois seriam o comportamento agonístico e o comportamento sexual.

Vários autores propuseram classificações para reunir os diversos graus de relacionamento dos pais com as respectivas proles [(BEQUAERT, 1935; HINTON, 1944, (baseando-se na classificação proposta por W. M. Wheeler em 1928); MICHENER, 1953; 1969; 1985; WILSON, 1971; EICKWORT, 1981; (estes

dois últimos autores seguem a proposição de MICHENER, 1969)]. Segundo WILSON (1971), quanto à sociabilidade existem seis diferentes graus de relacionamento definido entre os pais e sua progênie:

1- Solitários- Não existe qualquer interação dos pais com a progênie. A fêmea deposita os ovos no ambiente, cessando aí seu contato com a prole;

2- Subsocial- Ambos ou pelo menos um dos pais permanece em contato com os imaturos por determinado período de tempo após a oviposição;

3- Comunal- Membros de uma dada geração utilizam o mesmo local para nidificação sem que haja, entretanto, qualquer atitude de cooperação no cuidado com as proles de pais diferentes;

4- Quasisocial- Semelhante a anterior, porém os membros de um mesmo ninho cooperam, sem distinções, para o cuidados das diversas progênies;

5- Semisocial- Semelhante ao grau anterior, diferindo na existência de castas, onde indivíduos da casta operária cuidam dos imaturos da casta reprodutiva;

6- Eusocial- Apenas difere dos semisociais pela existência de superposição de gerações, tanto que indivíduos da prole cuidam dos próprios pais, oferecendo a estes proteção e alimentação.

Vários exemplos destes diversos graus de interação entre insetos são encontrados em WILSON (1971) e EICKWORT (1981). Nos quatro diferentes graus de presocialidade apresentados (2 a 5), é fundamental ressaltar a importância do cuidado parental na caracterização de cada um.

BEQUAERT (1935), considerou como subsociais aqueles insetos que, além de guardarem a prole são, ainda, responsáveis pelo fornecimento de alimento aos imaturos. Para diferenciá-los dos eusociais, definiu que cada organismo da prole não está interessado na sobrevivência dos outros que compõem seu grupo e, sim, na sua própria sobrevivência. Para classificar aqueles organismos que apenas guardam a prole mas não provêm o alimento, cunhou o termo Presocial. WILSON (1971), ao estabelecer os graus do comportamento social, utiliza o termo presocial no sentido de englobar todos os quatro estágios intermediários existentes entre o comportamento solitário e a eusocialidade. Este termo será aqui utilizado seguindo o estabelecido por WILSON (1971).

Anteriormente às classificações de MICHENER (1969) e WILSON (1971), diferentes autores utilizavam os termos subsocial e social com divergentes significados (e.g. LONG, 1955; EVANS, 1958). Após o aparecimento daquelas publicações, houve maior estabilidade no uso destes vocábulos. Estranhamente, porém, JOLIVET, VASCONCELLOS-NETO & WEINSTEIN (1990), utilizam o termo subsocial com significado diverso do agora usual. Afirmam, categoricamente, que todos os insetos possuidores do padrão comportamental de defesa denominado cicloalexia (Cap. 4) são subsociais no estágio larval. Vários dos organismos citados naquele trabalho e, ainda, no de VASCONCELLOS-NETO & JOLIVET (1988), como exemplo de espécies que apresentam cicloalexia, não são, por definição, subsociais. Em qualquer das várias definições de subsocialidade, cujos autores já foram aqui relacionados, fica evidenciada a necessidade de haver interação, após a oviposição, de pelo menos um dos pais com a prole para que a espécie seja considerada subsocial. Nas espécies citadas por aqueles autores, esta característica somente é encontrada nos organismos que apresentam cuidados parentais [P.e., *Perga* sp,

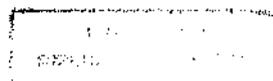
Themos sp, *Dielocerus* sp, (Hymenoptera) *Acromis sparsa* Boh. (Coleoptera)]. As larvas da maioria das espécies relacionadas apresentam, um sentido gregário como característica mais marcante. Insetos fitófagos que exibem esta peculiaridade, como os apresentados, normalmente são aposemáticos e quimicamente protegidos (EISNER & KAFATOS, 1962; EICKWORT, 1981). Este tipo de associação foi definido por EICKWORT (1981), como agregação alimentar. WILSON (1971), relacionou tal fenômeno como um dos degraus anteriores à subsocialidade.

Insetos subsociais vêm sendo, a longo tempo, objeto de estudos. HINTON (1977), citou pesquisas demonstrando subsocialidade em espécies das famílias Membracidae (Hemiptera: Homoptera) e Pentatomidae (Hemiptera: Heteroptera) datadas dos séculos XVIII e XIX. Citou, ainda, que estes trabalhos científicos foram ridicularizados, no início do século XX, por autores que não admitiam a possibilidade da existência deste comportamento. HINTON (1981), fornece abrangente lista das espécies subsociais que são encontradas em diferentes ordens de insetos, juntamente com ampla revisão das pesquisas que embasam a inclusão de cada uma delas dentro do conceito de subsocialidade. Analisando-se esta extensa listagem, observa-se que os insetos subsociais são encontrados em nove ordens diferentes: Dictyoptera, Embioptera, Orthoptera, Dermaptera, Thysanoptera, Hemiptera (quer em Homoptera, quer em Heteroptera), Coleoptera e Hymenoptera. Na ordem Diptera (ausente na revisão de HINTON, 1981), até o momento só existe descrita uma única espécie que pode ser considerada subsocial. LOUNIBOS & MACHADO-ALLISON (1983; 1986; 1987), informaram que a espécie neotropical *Trychoposopon digitatum* (Rondani) (Culicidae) guarda a jangada formada por seus ovos até que as larvas eclodam.

A partir da constatação de que este padrão comportamental aparece em várias ordens diferentes, algumas sendo, inclusive, pouco relacionadas entre si, como, por exemplo, Dermaptera, Thysanoptera e Coleoptera (BRUSCA & BRUSCA, 1990), pode-se concluir, como o faz a totalidade dos autores que abordam este fenômeno sob o ponto de vista evolutivo, que esta característica evoluiu, independentemente, várias vezes em diversas classes de artrópodes, e entre e dentro das diversas ordens da classe insecta (e.g. MICHENER, 1953; WILSON, 1971; EBERHARD, 1975; EICKWORT, 1981; HINTON, 1981; TALLAMY, 1984). Portanto, trata-se de um claro exemplo de evolução convergente (BROWN, 1975; GAUTIER, DELEPORTE & RIVault, 1988). O aparecimento do cuidado parental em diferentes ordens e, mesmo em vários outros grupos de artrópodes, é interpretado como uma forma da espécie se adaptar à um ambiente extremamente competitivo, de difícil exploração (TALLAMY, 1984; SLOBODCHICOFF & SHIELDS, 1988). Vários fatores ambientais são considerados importantes forças seletivas no direcionamento da evolução no sentido do cuidado parental (THORNHILL, 1979; EICKWORT, 1981; CALTAGIRONE, 1984; TALLAMY, 1984). Segundo WILSON (1971; 1975), este padrão comportamental evoluiu em espécies K-selecionadas (MACARTHUR & WILSON, 1967) que exploram ou um habitat excepcionalmente favorável (o que é muito raro, porque é de grande atratividade a uma imensa gama de espécies, ocasionando intensa competição tanto intra como interespecífica), ou um habitat de difícil exploração, o que provoca várias atitudes de defesa para assegurar a sobrevivência da prole e perpetuação da espécie.

1.1.1.1- Subsocalidade em Cassidinae

Dentre as diversas subfamílias em que se divide a família Chrysomelidae, apenas em Cassidinae existem algumas poucas espécies



descritas como subsociais (HINTON, 1981; WINDSOR, 1987). JOLIVET (1988), cita seis espécies, de vários gêneros desta subfamília, onde este fenômeno é descrito. Poucas são as pesquisas que têm como objetivo o estudo da subsocialidade nestes insetos (F. OHAUS, 1899/1900; 1909; K. FIEBRIG, 1910, citados por WILSON, 1971 e por HINTON, 1981; H. WEYENBERG, 1874, citado por JOLIVET, 1988; LIMA, 1914; JOLIVET, 1988; WINDSOR, 1982; 1987). Todos eles referem-se a organismos da tribo *Stolaini*. BUZZI (1988), os engloba sob o nome de "grupo *Echoma*". JOLIVET (1988), especula que todos os componentes desta tribo devem ser subsociais. JOLIVET, VASCONCELLOS-NETO & WEINSTEIN (1990), apresentam como exemplo de insetos onde a subsocialidade pode ser encontrada, aqueles incluídos nesta categoria taxionômica. Entretanto, nem todos os representantes deste taxa apresentam tal característica. Este padrão comportamental não é referido por CARROL (1977; 1978), em pesquisa com *Stolas* sp e nem por BUZZI (1975 a,b; 1976 a,b; 1977; 1988) e BUZZI & GARCIA, (1988), em pesquisas com várias espécies pertencentes a esta tribo. Em outras ordens de insetos, onde este padrão comportamental também ocorre, observa-se que esta característica igualmente não está, uniformemente, presente em todas as espécies de uma tribo (HINTON, 1977; WOOD, 1984; 1993).

1.1.1.2- Evolução e manutenção da subsocialidade nas diversas espécies.

Uma das grandes preocupações que se verifica nas pesquisas sobre organismos sub e eusociais, é como estas características evoluíram e são mantidas nas espécies que as apresentam (BROCKMANN, 1984; MICHENER, 1985; ZEH & SMITH, 1985; SLOBODCHICOFF & SHIELDS, 1988; GAUTIER, DELEPORTE & RIVAULT, 1988; ALCOCK, 1989; CLUTTON-BROCK, 1991). Quanto à subsocialidade, a evolução e manutenção desta característica se deve à

exploração de meios onde as espécies estão expostas a severas pressões seletivas, sejam estas pressões de origens bióticas ou abióticas (THORNHILL, 1979; KREBS & DAVIES, 1987; SCHOWALTER, 1985; SLOBODCHICOFF & SHIELDS, 1988; GAUTIER, DELEPORTE & RIVault, 1988). SLOBODCHICOFF & SHIELDS (1988), levantaram, também, hipóteses sobre a influência do que se convencionou chamar seleção de parentesco (e.g. HAMILTON, 1964; MAYNARD SMITH, 1964; 1982; BROWN, 1975) na evolução e continuidade desta característica altruística (KREBS & DAVIES, 1978), nas populações que a apresentam.

1.1.1.3- Comportamento altruístico

Toda atividade exercida por qualquer organismo que diminua sua própria capacidade de sobrevivência e/ou de deixar maior número de descendentes em favor de um ou vários de seus semelhantes é denominada comportamento altruístico (BOORMAN & LEVITT, 1980). KREBS & DAVIES (1978), estabeleceram diferenciações entre altruísmo fenotípico e altruísmo genotípico, onde Altruísmo Fenotípico seria apenas uma unidade comportamental onde, na verdade não existe uma desvantagem, mas sim uma vantagem genética no aparente auxílio a indivíduo (s) de mesma espécie. Altruísmo Genotípico seria definido como atividade na qual há um real decréscimo na contribuição gênica do indivíduo doador para as futuras gerações, em favor do(s) receptor (es). Estes autores citam especificamente o cuidado parental como o exemplo mais evidente do altruísmo genotípico. Embora alguns autores não considerem esta estratégia como inserida perfeitamente no conceito de altruísmo (e.g. BROWN, 1966; 1975), ela é aceita como tal pela maioria dos autores que realizam pesquisas nesta área (e.g. BOORMAN & LEWITT, 1980; WALDMAN, 1988).

As pesquisas realizadas com as espécies subsociais demonstraram com clareza que a presença do pai guardião é fundamental para a sobrevivência da prole quando atacada por invertebrados predadores. Na grande maioria das espécies onde apenas um sexo desempenha este papel, o cuidado é exercido apenas pelas fêmeas (SMITH, 1980). Esta atividade, porém, não é tão eficiente quando a prole sofre atuação de insetos parasitóides (e. g. EBERHARD, 1975; DIAS, 1976; WOOD, 1976 b; 1984; 1993; WINDSOR, 1987). Isto vem confirmar que o comportamento altruístico é de grande valia na perpetuação das populações nas quais evoluiu o cuidado parental. Explica, também, como esta estratégia, que aparentemente diminui o sucesso reprodutivo, já que o tempo utilizado na guarda de um único conjunto de imaturos poderia estar sendo investido na produção de novas proles, é mantida na constituição genética destas espécies. Indivíduos com características que permitem maior contribuição de seus genes às gerações futuras são selecionados a favor (KREBS & DAVIES, 1978).

1.2- Objetivos

Este estudo visou a obtenção de dados sobre o comportamento subsocial de *O. tricolorata*. Como pode ser constatado pela literatura, entre os cassidíneos esta característica está restrita a algumas poucas espécies neotropicais. Uma vez que são escassos os dados sobre este comportamento entre os insetos neotropicais de um modo geral, visou-se, também, obter informações que permitissem conclusões precisas sobre a influência desta característica na probabilidade de sobrevivência e no aumento do sucesso reprodutivo.

II- MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Obtenção de dados sobre comportamento de *O. tricolorata*.

Realizaram-se 1.009 horas de observações na área de pesquisa, sendo que 45 destas foram noturnas. Para as observações noturnas utilizou-se lanterna cuja intensidade luminosa era amenizada colocando-se um papel celofane de cor vermelha na frente. Cronometraram-se os tempos despendidos pelos diversos estádios larvais e adultos enquanto desempenhavam determinados padrões comportamentais. Por exemplo, horário de atividades alimentares, cópulas e, ainda, os horários de atuação dos diversos inimigos naturais. Com o intuito de registrar as atividades comportamentais com maior agilidade e precisão, anotaram-se os dados com o auxílio de um mini-gravador. Isto permitia acompanhar toda a movimentação dos organismos envolvidos sem a necessidade de desviar os olhos do objetivo.

Para a marcação dos indivíduos a serem observados tentaram-se vários dos métodos recomendados por SOUTHWOOD (1966), como por exemplo, piques nas bordas dos élitros e marcação por intermédio de pontos na carapaça. Além destes testou-se o método descrito a seguir. Identificavam-se todos os indivíduos encontrados guardando a prole com uma pequena marca colocada apenas no élitro direito. *O. tricolorata* possui uma carapaça muito lisa e recoberta por uma camada de cera. Esta característica impossibilitava a fixação de qualquer tipo de tinta mesmo quando marcados imediatamente após a emergência. Portanto, era necessário raspar-se levemente o élitro com a lâmina de um canivete antes de realizar a marca. No local raspado foram escritos números (no

primeiro ciclo) e letras e números (no segundo ciclo) com caneta da marca "Sharpie" de cor, inicialmente vermelha, sendo, posteriormente, utilizada caneta de cor preta. Retirava-se o indivíduo a ser marcado cuidadosamente de sobre a prole segurando-o entre os dedos polegar e indicador, tomando-se o cuidado de não lesar as antenas. Esta atividade era realizada apenas quando o inseto não estava com as pernas sobre a desova, pois na tentativa de resistir à preensão podia arrancar ovos com as unhas. Os procedimentos descritos acima permitiam que facilmente se constatasse não só qualquer alteração entre os insetos que cuidavam da prole, mas também, que se acompanhasse o número de desovas que uma fêmea, após marcada, depositava na natureza, movimentos de dispersão e, ainda, que se obtivesse alguma informação sobre a longevidade do inseto marcado. Escolheu-se o método que menos alterava o comportamento da espécie em estudo.

Com a finalidade de diminuir o tempo de procura dos insetos com prole, anotava-se na face adaxial da folha a mesma marca utilizada para identificar o inseto.

Para possibilitar algumas observações houve necessidade de marcar as larvas. Isto era feito pintando-se com tinta acrílica o "bolo" de fezes e exúvias presentes em cada larva.

A fim de permitir diversificação dos horários de observações em cada planta, invertia-se, a cada viagem, o itinerário percorrido.

Retiraram-se larvas que se deslocavam à frente do conjunto com o objetivo de verificar se havia alguma liderança entre elas ao se movimentarem pela hospedeira. Foram colocadas em outros locais da planta, tais como: ramos próximos, atrás da linha de larvas e em outras folhas.

Posicionaram-se fêmeas com e sem prole sob seus cuidados sobre larvas de *S. lineatocollis* (que vivem na mesma planta e são, morfológica e comportamentalmente, extremamente semelhantes a *O. tricolorata*), para observar se a fêmea continuaria seu comportamento de proteger os imaturos e se reconheceria indivíduos de espécie próxima.

2.2- Terminologia empregada

Na descrição dos diversos padrões comportamentais observados, utilizaram-se várias palavras de cunho essencialmente antropomórfico, como, por exemplo, "escolha" da folha, "proteção" dos ovos, fêmea "guardiã", "estratégia" de defesa, etc. Estes termos, como ressaltam HINTON (1944, 1977, 1981); LLOYD (1980); DEAG (1981); THORNHILL, 1979; THORNHILL & ALCOCK (1983); PARKER (1984), implicam na existência, por parte do inseto, de mecanismos de reconhecimento de seus descendentes quando ainda em estágios de ovo, larva e pupa. Pressupõem, ainda, consciência dos perigos a que estão expostos e um desejo de livrá-los destes ataques. Ressalve-se, portanto, que a utilização destes termos deve-se ao fato de conferirem maior clareza ao texto e estritamente no sentido de explicar características de comportamento que têm como consequência, maior sobrevivência dos estádios imaturos da espécie estudada.

III- RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1- Marcação dos indivíduos que guardavam proles .

Dentre os métodos de marcação utilizados, o que se mostrou mais apropriado foi aquele em que se raspava um dos élitros com canivete. Não se marcou com o sistema de piques nas bordas dos élitros por ser esta região transparente, o que dificultava imediata visualização da marca e, ainda, causava grande extravasamento de hemolinfa. Também a identificação por intermédio de pontos foi preterida por necessitar várias raspagens nos dois élitros e, portanto, maior manuseio do organismo. Observou-se que a manipulação deve ser restrita ao menor tempo possível. Inicialmente foram feitos números arábicos, posteriormente, verificou-se que a marcação por meio de letras e, quando necessário, letras e números, requeria menor espaço raspado e menor tempo de manuseio. Devido a ponta da caneta ser grossa, era mais fácil e rápido escrever uma letra e um número do que um número de três algarismos. Nas primeiras identificações utilizou-se caneta com tinta da cor vermelha, entretanto, com o passar do tempo, a absorção do corante, que migrava ao longo do élitro, praticamente impedia a precisão da identificação. Por este motivo passou-se a empregar caneta semelhante, porém com tinta preta cujo corante não foi absorvido, melhorando o resultado. Esta tinta foi a única que permitiu marcação e não desbotou ou saiu após alguns dias. Sendo necessária a retirada do inseto de sobre a prole a fim de que se pudesse manuseá-lo para raspar o élitro e, após, escrever-se naquele local, a marcação tinha que ser feita no menor tempo possível. Constatou-se que o tempo ideal entre a retirada da fêmea, marcação e devolução ao local da prole não devia exceder 15 segundos. Entre 15 e 20

segundos, em torno de 50 % das fêmeas se deixavam cair ao solo após devolvidas à prole. Manuseios de mais de 30 segundos provocaram quedas em aproximadamente 88 % das fêmeas observadas. No início da pesquisa, quando a falta de prática para a marcação e o desconhecimento do comportamento da fêmea, levavam a prolongadas manipulações (mais de 20 segundos), o percentual de rápido retorno à prole era menor do que 50 %. Com a prática obtida após várias operações, esta atividade era executada em menos de 10 segundos, o que provavelmente não a estimulava entrar em tanatose. Quando a guardiã caía ao solo era preferível deixar que voltasse à prole por seus próprios meios. Qualquer tentativa de auxílio compreendia maior manuseio e alterava mais o comportamento, havendo o risco de que a fêmea não se fixasse na prole naquele momento e nem voltasse posteriormente.

Quando molestados, coleópteros de várias famílias liberam substâncias normalmente cáusticas ou de cheiro desagradável ao agressor. Estes produtos são produzidos por glândulas que tanto podem estar disseminadas por todo o corpo, como localizadas apenas em alguns pontos (ATKINS, 1980; CROWSON, 1981). Estas substâncias têm como função a proteção do indivíduo. Crisomelídeos em geral e cassidíneos em particular, quando são tocados, principalmente por organismos homeotérmicos, imediatamente apresentam o fenômeno da auto-hemorragia em várias partes do corpo, como por exemplo, boca, base das antenas e junção tibio-femural (PASTEELS et al. 1988; PASTELLS & ROWELL-RAHIER, 1989; VASCONCELLOS-NETO, 1987; 1988). Indivíduos da maioria das espécies, também se deixam cair ao solo em tanatose. Este tipo de defesa generalizada, que não previne a atuação do predador, é uma característica presente principalmente em organismos que têm alta probabilidade de serem encontrados por seus inimigos naturais (THOMPSON, 1982). Caso

específico das fêmeas de *O. tricolorata*. Estes insetos, além de possuírem hábitos monófagos, ficam restritos durante longo tempo a um ponto específico da planta hospedeira, cuidando de suas proles. Experimentos de predação de cassidíneos por aves, realizados por VASCONCELLOS-NETO (1987), demonstraram que as substâncias expelidas na auto-hemorragia fazem com que o predador solte rapidamente a presa. Como a morfologia e a dureza da carapaça destes insetos dificultam a preensão e mandibulação, normalmente ainda estão intactos quando são soltos. Provavelmente a aceitação por parte do guardião, de alguns segundos de manuseio sem que se deixe cair quando recolocado sobre a sua prole, seja devido ao fato de extravasar hemolinfa pela boca e base das antenas imediatamente após a preensão com dedos (quando foram seguros com auxílio de pinças não houve sangramento) e serem libertados logo após, não transcorrendo intervalo de tempo suficiente para dar início ao comportamento seguinte que seria deixar-se cair ao solo. Alguns, mesmo após pequeno tempo de manuseio, se deixaram cair, mas todos voltaram rapidamente à prole. Isso foi verificado em seis ocasiões, sendo que em duas delas não chegaram nem a cair no solo, ficando pendurados em folhas da própria planta hospedeira, retornando em seguida.

Os métodos utilizados para marcação devem obedecer a algumas premissas, principalmente quanto à marca não induzir alteração no comportamento, seja do indivíduo marcado, seja dos outros seres vivos que com ele se relacionam (SOUTHWOOD, 1966). Inicialmente a marca preocupava, pois após algum tempo o local raspado destacava-se da coloração predominante no animal. Não era possível estabelecer, com antecedência, se a marcação seria um fator que permitisse maior visualização do inseto pelos inimigos naturais ou se os machos recusariam aquela fêmea devido à mancha, interferindo no

comportamento e/ou na longevidade do organismo marcado. O encontro de machos em cópula com essas fêmeas e, mesmo, de insetos com manchas naturais nas cores marrom escura ou preta, semelhantes às artificiais (Fig. 15), mostrou que as marcas não interferiam no comportamento dos indivíduos desta espécie e nem os predispunham a maior visualização por parte de seus inimigos.

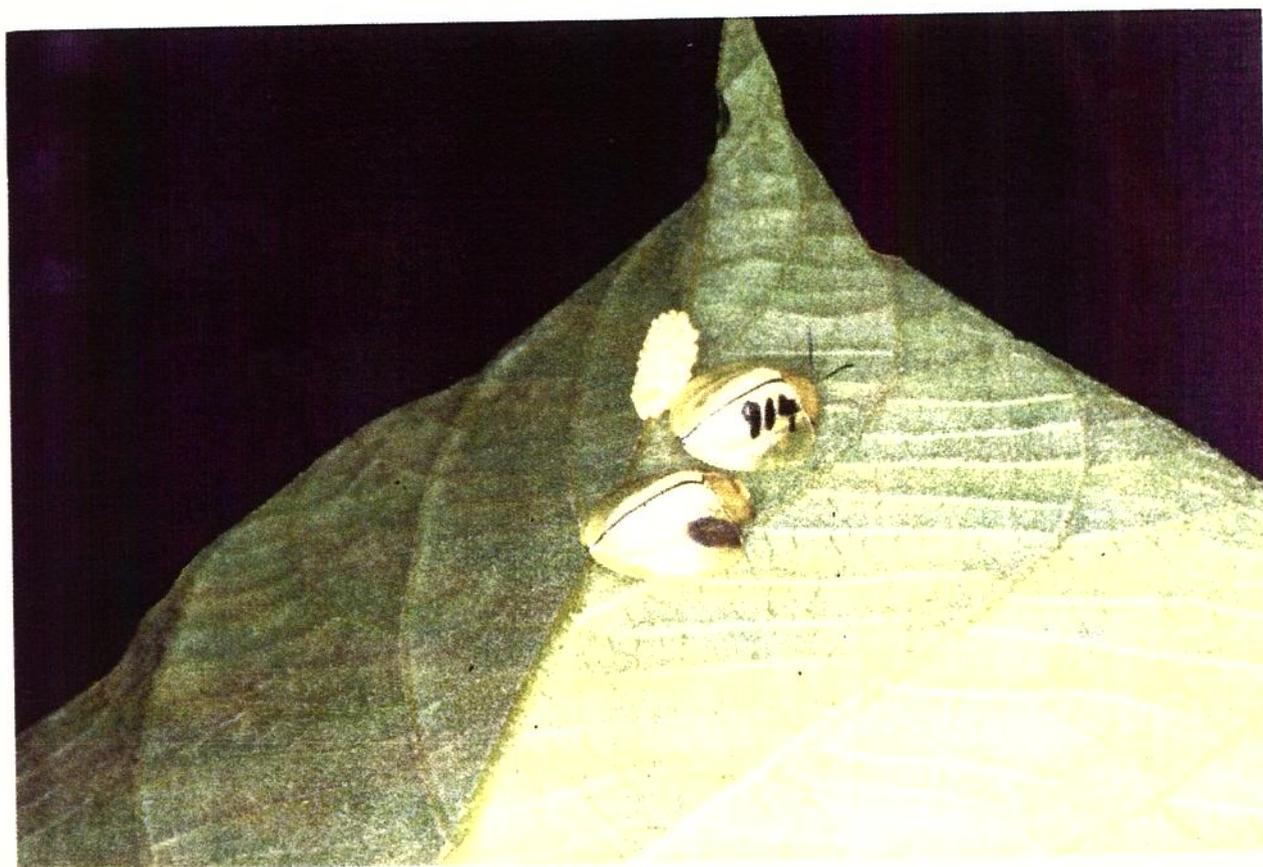


Figura 15- Exemplar de *O. tricolorata* com mancha natural no élitro e exemplar com marca feita com caneta. Serra do Japi - novembro/88.

3.2- Comportamento de oviposição em *O. tricolorata*

Apenas as fêmeas de *O. tricolorata* exercem a guarda de suas proles, nunca tendo sido verificada a presença de machos nesta atividade. Segundo WILSON (1975), TALLAMY (1984), ALCOCK (1989), isto é quase que uma regra geral entre os organismos onde apenas um sexo cuida da prole. As razões deste comportamento podem ser encontradas tanto no maior investimento de recursos por parte da fêmea, quanto na segurança desta em estar cuidando de uma prole que de fato lhe pertence (TALLAMY & WOOD, 1986; SARGENT & GROSS, 1985; ALCOCK, 1989).

Apenas uma única vez foi possível acompanhar uma fêmea durante todo o comportamento de oviposição, desde a escolha da folha até a finalização da desova. Em outra ocasião este comportamento foi acompanhado após a fêmea já tê-lo iniciado, não tendo sido observada a escolha da folha e a deposição dos primeiros ovos.

Para escolher a folha, a fêmea percorreu todas as existentes nos dois ramos da planta hospedeira, que possuíam 13 e 15 folhas. Por três vezes caminhou pelo ramo principal até quase chegar ao ponto de onde este sai do solo. Andou pelas folhas, ora seguindo a nervura principal desde a interseção desta com o pecíolo até a outra extremidade, ora caminhando pelo limbo. Movimentou-se em ambas as faces da folha, aparentemente sem discriminação quanto a qualquer delas. Tocou a folha com os palpos e com as antenas. Quando existiam orifícios no limbo, tentava atingir a outra face passando através deles. Embora visitasse várias vezes a mesma folha, não se deteve por intervalos de tempo semelhantes. Alongava-se mais na primeira inspeção realizada em cada uma. Demorou-se 44 minutos em uma das folhas, 35 em outra e 42 em uma

terceira. Estes números referem-se à primeira visita feita. Em uma das folhas visitadas uma larva de lepidóptero havia enrolado levemente a borda. Nesta folha a inspeção foi feita em 6 minutos e, embora tenha voltado a ela outras vezes, nunca permaneceu mais do que alguns segundos. Após dispender 3 horas e 17 minutos nesta atividade (tempo marcado desde que começou a andar na planta até que iniciou a oviposição, inclui vários minutos em que permaneceu parada nas folhas), elegeu aquela que tinha sido inspecionada por 44 minutos e começou a depositar os ovos. Para ovipositar, a fêmea [que tinha o abdome tão intumescido pela grande quantidade de ovos que não conseguia sequer fechar totalmente as asas (Fig. 7 A)] toca a porção final do abdome na folha, deposita aí uma substância fixadora, eleva o abdome, coloca o ovo e baixa-o novamente, colando o pedúnculo na substância anteriormente depositada. Move o abdome para a esquerda e repete a operação fixando o novo ovo naquele já oviposto. Acabado, move o abdome para a direita e inicia nova oviposição. Este procedimento confere à desova, quando terminada, um formato que lembra um losango (Fig. 7 A, B). A oviposição era intermitente e, às vezes, entre a deposição de um ovo e outro, a fêmea fazia alguns intervalos, nunca superiores a 5 segundos. Durante estes intervalos não deixava a posição, permanecendo sempre de costas para os ovos. A atividade de observar o comportamento e anotar o acontecido só permitiu a cronometragem do tempo gasto para a oviposição de sete ovos. O intervalo cronometrado refere-se ao tempo gasto desde que toca o abdome na folha para depositar a substância fixadora até quando cola o pedúnculo neste local. Em média a fêmea gastou 58 segundos para colocar cada ovo. O tempo total gasto entre o início e o fim da oviposição foi 33 minutos. A desova observada era composta de 31 ovos. Após terminar a oviposição a fêmea colocou-se sobre os ovos e ali permaneceu, não saindo para se alimentar como normalmente o fazem as espécies que não apresentam

cuidados parentais (KOSIOR, 1975). Este comportamento pôde ser verificado, também, quando da segunda observação deste processo.

O comportamento da fêmea de *O. tricolorata* para a escolha da folha é semelhante ao descrito por DIAS (1976), para o sínfita *Dielocerus diasi* (Hymenoptera). Este comportamento leva a crer que é importante a presença de outro herbívoro na mesma folha, que poderia concorrer com a sua prole e, ainda, o estado e a idade da folha escolhida. Como já foi visto no capítulo anterior, vários motivos podem levar as fêmeas de *O. tricolorata* a ovipositar em determinado ponto da folha. Acresça-se àqueles apresentados, a avaliação das condições nutricionais para a manutenção das larvas. Sabendo-se que a qualidade nutricional das folhas decresce com a maturidade, porque contém menos nitrogênio e água, mais fibras e lignina, sendo portanto mais dificilmente digeridas (FEENY, 1970; HOUGH & PIMENTEL, 1978; MATTSON, 1980; SCRIBER, 1984; SCHROEDER, 1986; SOUTHWOOD, 1987; CATES, 1987) e como as larvas permanecem por vários dias comendo a mesma folha, é de se supor que a escolha do local de oviposição seja um dos fatores que mais influenciam no comportamento da fêmea imediatamente antes da oviposição.

Entre as atividades que são reunidas sob o nome de esforço reprodutivo (MATTHEWS & MATTHEWS, 1978; COCKBURN, 1991), a proteção dos ovos é de fundamental importância. Até atingir esta etapa, o inseto já empregou grandes quantidades de recursos: seja em relação ao tempo e energia utilizados na procura de parceiros; seja investindo na produção do gameta, atividade onde o gasto da fêmea é, na grande maioria das espécies, maior do que o do macho (THORNHILL, 1979; HINTON, 1981; KREBS & DAVIES, 1987; CLUTTON-BROCK, 1991); seja procurando locais favoráveis para a oviposição e posterior manutenção dos estádios imaturos seguintes [atividade exercida, na

maioria das espécies, apenas pelas fêmeas (EICKWORT, 1981)]; seja despendendo energia para escapar dos perigos inerentes à exposição que estas atividades acarretam (BELL, 1976; TALLAMY & DENNO, 1982). Vários mecanismos comportamentais desenvolvidos pelos insetos contribuem para manter suas desovas longe dos ataques de inimigos naturais, maximizando, assim, seu sucesso reprodutivo. Entre os mais freqüentes encontram-se ovos que são semelhantes a sementes ou outros objetos do substrato, ovos com coloração disruptiva, alguns são escondidos na terra ou em tecidos de diversos animais e plantas, outros são mantidos sob uma cobertura de espuma, etc. (HINTON, 1981).

Os diversos representantes da subfamília Cassidinae apresentam, também, alguns mecanismos comportamentais neste sentido. Várias espécies colocam ovos, isolados ou em grupo, cobertos por uma substância proveniente da mistura de fezes e material secretado pelas glândulas coelateriais (MUIR & SHARP, 1904; CHAPMAN, 1969; HINTON, 1981). Uma grande quantidade de espécies secreta elaboradas e complexas ootecas formadas por lamelas membranosas que envolvem, na maioria das vezes, o conjunto de ovos por completo (FRERS, 1922; BARROWS, 1979; HINTON, 1981; FRIEIRO-COSTA, 1984). Algumas espécies [e. g. *Gratiana spadicea* (Klug, 1829)], defecam sobre a última lamela (ROLSTON et al., 1965; HINTON, 1981; FRIEIRO-COSTA, 1984; BECKER & FRIEIRO-COSTA, 1987). O efeito das fezes colocadas sobre a desova dos cassidíneos é a proteção contra ataque de inimigos naturais (BARROWS, 1979). Segundo SELMAN (1988), várias espécies de crisomelídeos cobrem seus ovos com camadas de fezes e secreções glandulares, protegendo-os de seus predadores e parasitóides. Informa, ainda, que os excrementos são de grande eficiência como substâncias protetoras por repelirem formigas e cupins.

Ainda segundo este autor, as ootecas elaboradas por cassidíneos protegem efetivamente contra vários tipos de inimigos naturais.

Em *O. tricolorata* o conjunto de ovos não recebe qualquer substância de proteção. Esta é realizada diuturnamente pela própria fêmea. Em todas as observações feitas, a qualquer hora do dia ou da noite, encontravam-se as guardiãs presentes sobre as desovas. Nas observações noturnas era primordial amenizar a intensidade luminosa da lanterna utilizada, pois se fossem iluminadas diretamente, de imediato se jogavam ao solo. Nunca foram vistas saindo para se alimentar ou alimentando-se, abandonando os ovos, mesmo que apenas por alguns momentos. Só foram encontradas longe do conjunto quando combatiam algum inimigo natural. Nas poucas vezes em que foram vistas a mais de cinco centímetros de distância da desova, sem que estivesse sofrendo qualquer ataque, esta foi, posteriormente, abandonada. Em razão deste comportamento, a utilização de ootecas e secreções visando proteção dos ovos seria um investimento desnecessário em substâncias e energia.

Na mesma região, encontraram-se duas outras espécies de cassidíneos que apresentam cuidados parentais, a saber *Omaspides pallidipennis* Bohemann, 1850 (utilizando-se da mesma planta hospedeira, *I. alba*) e *Echoma dichroa* Germar, 1824, que se alimenta de *Merremia* sp (Convolvulaceae). Também estes não apresentavam ovos revestidos por qualquer material. Na literatura não há informações sobre espécies de insetos subsociais que protejam seus ovos com membranas e/ou secreções.

3.3- Comportamento da fêmea de *O. tricolorata* em relação à defesa da prole

Após a oviposição, as fêmeas deste cassidíneo permaneceram com a prole durante todo o período de desenvolvimento dos imaturos. O cuidado da mãe continua mesmo quando a prole já tem adultos recém emergidos. Em duas ocasiões observaram-se fêmeas tentando deslocar formigas que tentavam passar pela região do ramo onde a prole, emergida há pouco tempo, estava posicionada, talvez ainda esperando o endurecimento da carapaça (Fig. 16). Somente algumas horas após a última emergência é que a guardiã abandonava o ramo onde havia transcorrido o estágio de pupa e se dirigia para as folhas da hospedeira. Na maioria das vezes em que foi reencontrada, na mesma planta, ainda sem nova prole, estava na folha onde se reuniam os adultos recém emersos (Fig. 5). Estes permaneciam em forte agregação durante todo o tempo em que estavam na hospedeira. Alimentavam-se vorazmente das folhas em que se localizavam, provavelmente adquirindo reservas alimentares para conseguirem atravessar o longo período de diapausa (meados de maio a meados de outubro) (CALOW & TOWNSEND, 1981).



Figura 16- Fêmea de *O. tricolorata* colocando-se entre sua a prole e uma formiga não identificada, impedindo sua passagem. Serra do Japi - março/89

O comportamento da fêmea quando tem sob sua guarda uma prole é totalmente diferente daquele verificado quando está sozinha. Não sendo responsável por um conjunto de imaturos, ao menor movimento que ocorra na folha já se deixa cair e permanece vários minutos em tanatose. Ao contrário, tendo indivíduos sob sua responsabilidade responde, inicialmente, com agressividade a perturbações, até que estas se manifestem em intensidade tal que dá início ao seu comportamento seguinte que é fugir ao ataque, projetando-se ao solo. Com isto abandona, pelo menos momentaneamente, a prole. Não foi possível quantificar até que grau um estímulo seria suportável e quanto seria suficiente para que a fêmea abandonasse os imaturos. Por várias vezes apenas o ato de virar a folha já era suficiente para que ela se deixasse cair. Normalmente a fêmea colocava-se de frente e sobre a prole (Fig. 7 A), enquanto estágio de ovo, já que nos estágios larval e pupal não era possível afirmar onde é a frente, pois posicionavam-se ou em círculo (larvas) ou imbricadas ao longo do ramo (pupas). Na grande maioria das vezes era encontrada com o corpo até ao meio da desova e as antenas distendidas sobre a outra metade. Foram feitas 60 observações de larvas em atividade alimentar, sendo que em 20 destas oportunidades a fêmea também foi vista alimentando-se junto com a prole. Molestada em intensidade suportável, por qualquer motivo, realizava alguns movimentos característicos. Estes diferentes procedimentos levavam a alarme e/ou defesa da prole. As atividades da guardiã, que tinham os efeitos citados, eram compostas das seguintes unidades comportamentais: (1) elevava-se nas patas e agitava o corpo, com rápidos movimentos laterais, de um lado para outro. Em grande parte das ocasiões que isto foi observado as larvas movimentavam-se (seja buscando outra folha, seja alimentando-se naquela em que se encontravam). Pouco tempo após o início deste padrão de comunicação, a prole estava novamente imóvel, sendo que, na maioria das vezes, postava-se reunida sob a fêmea em círculos

concêntricos. Esta característica levou a se distinguir tal atividade sob o nome de "toque de recolher". Porém, este padrão de comunicação deve ter, ainda, a função de informar ao agressor sua presença e disposição para responder a ataques, já que foi, também, observado em fêmeas sobre desovas e pupas, que não se movimentam. Quanto a eficácia em desencorajar ataques, parece que esta movimentação só intimida hemípteros predadores de larvas, mesmo assim, apenas quando, pelo menos uma vez durante o ataque do mesmo agressor, o "toque de recolher" é reforçado pelo padrão (2). Acompanhou-se este comportamento em duas ocasiões. Em uma destas estava havendo, concomitantemente, ataque de himenóptero parasitóide de larvas, não sendo possível saber se havia alguma substância química sendo exalada e que influenciasse na retirada de um ou dos dois inimigos naturais. Talvez esta movimentação possa ser classificada como "movimentos de intenção" (DEAG,1981). (2) Quando detectava algum inimigo, seja pelo atrito deste com a folha, seja pela movimentação dos imaturos, investia contra ele utilizando o seu corpo como um escudo e, assim, tentava desalojar o atacante da superfície foliar ou de sobre os imaturos. Nesta movimentação podia, abaixando e levantando o pronoto, abrir um espaço entre este e os élitros. (3) Localizando algum intruso, podia arremeter o corpo contra ele, interpondo-se entre este e o conjunto sob sua guarda, tentando impedir a passagem. O comportamento era semelhante quando o inimigo era percebido na outra face da folha. Quando havia orifícios com tamanho suficiente para passar através deles, utilizava-os e, assim, alcançava rapidamente ambos os lados da lâmina foliar. (4) Contra parasitóides de ovos procurava sempre colocar o corpo sobre a desova, muitas vezes utilizando-se, também, da unidade comportamental 3 e do "toque de recolher".

Momentos após terem combatido um inimigo natural, as fêmeas respondiam com mais presteza a um ataque artificial, realizado com a ponta de um dedo ou com um graveto, do que se estivessem em repouso e fossem molestadas, artificialmente, da mesma maneira. Não se observou qualquer emissão de som audível como advertência a qualquer dos inimigos naturais combatidos.

Os padrões de comunicação, utilizados por fêmeas de espécies subsociais, são bastante semelhantes, mesmo em organismos de ordens tão diferentes quanto Hymenoptera, Hemiptera (Heteroptera e Homoptera) e Coleoptera, como informam DIAS (1975; 1976), EBERHARD (1975), WOOD (1976 b), HINTON (1977) e WINDSOR (1987). Como resultado há um aumento na sobrevivência da prole. As fêmeas se movimentam, com algumas variações, balançando o corpo com maior ou menor intensidade. Quando arremetem contra o inimigo, agitando ou não as asas (DIAS, 1975; 1976, WOOD, 1976b; HINTON, 1977), emitindo ou não sons (DIAS 1975; 1976; WOOD, 1976b), o contato físico que pode resultar parece ser de grande eficiência na proteção das proles, uma vez que, geralmente são capazes de derrubar o agressor ao solo. Em uma das oportunidades em que a fêmea foi observada protegendo adultos recém emergidos, conseguiu atirar uma formiga para fora do ramo arremetendo contra a possível agressora. Quando foi observado o ataque de formigas à uma desova o resultado da atuação da fêmea foi semelhante. O mesmo comportamento foi observado para *Bilimekia broomfieldi* (Homoptera) contra formiga do gênero *Camponotus* (HINTON, 1977). Segundo EBERHARD (1975), a fêmea do hemíptero *Antiteuchus tripterus* também utiliza o corpo como escudo para se livrar de agressores. Não existe qualquer comportamento de auxílio direto no combate a inimigos naturais, quer seja entre as fêmeas que estão em ramos

adjacentes (com e sem prole) quer seja por parte dos machos, mesmo quando em cópula. Observaram-se três ocorrências onde a fêmea estava em cópula, houve a aproximação de parasitóides e estes foram combatidos apenas pela guardiã, que arremetia contra o inimigo natural mesmo carregando o macho nas costas.

Aparentemente, a característica de não se alimentarem quando guardam ovos deve-se à intensa pressão exercida pelas atividades das formigas predadoras que freqüentam os nectários extraflorais da planta hospedeira. Como só se alimentam em uma borda e nunca no meio da folha teriam que deixar desguarnecido, por algum espaço de tempo, o conjunto de ovos para poderem se deslocar até o alimento. Embora, normalmente, estabeleçam suas desovas perto da ponta da folha, caso se alimentassem neste mesmo local, estariam diminuindo o recurso imediatamente disponível às suas larvas, obrigando-as a se locomoverem para se alimentar. Considerando-se que estas larvas começam a se alimentar tão logo saem dos ovos e que permanecem comendo intensamente esta primeira folha durante os dois primeiros estádios até que não mais haja qualquer parte intacta, se o alimento fosse insuficiente induziria busca de outra folha antes do desenvolvimento ideal. Provavelmente esta seria, também, mais uma razão para o comportamento de análise das folhas da planta hospedeira, executado pela fêmea antes de ovipositar.

A não alimentação quando estão sobre imaturos na fase pupal deve-se ao fato de estarem posicionadas sobre a prole em região muito distante das folhas. Caso se deslocassem até às folhas para se alimentar implicaria em permitir que o conjunto ficasse vários minutos sem qualquer proteção, o que poderia facilitar a atuação de predadores, como esperanças do gênero *Conocephalus* (Fig. 34). Outro fator preponderante para este comportamento é a possibilidade da própria fêmea ficar mais exposta à atuação de predadores que

freqüentemente as folhas da planta hospedeira (Fig. 30). Caso sejam atacadas poderão ser predadas ou, ao se deixarem cair ao solo em defesa, perderem a localização da prole e esta ficar abandonada.

Apesar de exercer várias atividades em defesa de sua descendência, a fêmea não conseguia distingui-la de outra da mesma espécie. Por 10 vezes, ao longo dos dois ciclos observados e durante o final do ciclo de 87/88, trocaram-se guardiãs de proles nos três estágios imaturos. Não notaram-se diferenças no comportamento das fêmeas. Mesmo quando a guardiã que estava custodiando imaturos no estágio pupal (tomava conta de conjunto já totalmente predado por mariposa) foi colocada em larvas de segundo estágio que estavam abandonadas, não houve alterações no comportamento de guarda. Fêmeas retiradas de sobre ovos e colocadas em larvas e vice-versa não aceitaram. Porém, realizou-se esta troca apenas duas vezes, não sendo um resultado muito preciso. Uma destas duas proles acabou predada por causa do abandono posterior da fêmea original logo após a troca. Devido ao receio de se perder outros conjuntos, por abandonos causados pelo manuseio, o procedimento de trocar guardiãs de ovos para larvas não mais voltou a ser repetido.

Fêmeas, com e sem prole, colocadas em larvas de *S. lineatocolis* não as aceitaram. Por sua vez, estas também não permaneciam sob a "guardiã", movimentando-se para outras folhas, principalmente quando havia extravasamento de hemolinfa na fêmea, provocado pela preensão desta com os dedos. Embora não diferenciem sua prole de outras da mesma espécie, em momento algum aceitaram as proles testes, em qualquer estágio larval, ainda que estas possuíssem comportamentos gregário e alimentar extremamente semelhantes aos observados em *O. tricolorata* e sejam, morfologicamente parecidas com as desta última espécie. Esta constatação permite afirmar que a

característica que possibilita a guarda de proles que não a própria é seletiva, discriminando qualquer outra que não seja de mesma espécie. Sendo, portanto, um exemplo da seleção de parentesco (MAYNARD SMITH, 1964; BOORMANN & LEVITT, 1980).

Uma guardiã tomou conta de duas proles em estágio pupal ao mesmo tempo, a sua e outra próxima, cuja fêmea não mais se encontrava sobre ela e nem foi avistada novamente na planta. Esta fêmea era encontrada, ora sobre uma, ora sobre outra prole, às vezes, no mesmo dia. Foi observada, também, em bifurcação do ramo, de onde podia ir para um ou outro conjunto (Fig. 17). Os adultos de ambos os conjuntos emergiram no mesmo dia. A emergência dos adultos vem indicar que a atuação da fêmea foi eficiente, pois guardou os dois conjuntos em ramos diferentes durante todo o período pupal e não foram totalmente predados e/ou parasitoidados.



Figura 17- Fêmea de *O. tricolorata* guardando duas proles distintas. A que se localiza à esquerda é a sua prole original. Serra do Japi - março/90.

Os insetos subsociais tendem a ser gregários, pelo menos nos estágios imaturos iniciais, estando ou não sob os cuidados do pai protetor. Na maioria das espécies que apresentam comportamento subsocial não há diferenciação da própria prole por parte do indivíduo que exerce o cuidado parental, semelhante ao constatado em *O. tricolorata* (HINTON 1944; 1977; 1981; WILSON, 1971; 1975; DIAS, 1975; 1976; EBERHARD, 1975; TALLAMY, 1984; WINDSOR, 1987). Este não reconhecimento e a conseqüente guarda de uma prole que não lhe pertence podem ser explicados pelo grande sentido de agregação existente entre os organismos de *O. tricolorata*, inclusive entre os adultos. Ao proteger imaturos provenientes de outra mãe, a fêmea pode estar contribuindo para aumentar o sucesso reprodutivo de organismos que podem conter determinada quantidade de seus próprios genes. Provavelmente são provenientes de desovas de uma irmã (principalmente) ou de um irmão. Embora normalmente não desovem no mesmo ramo, não se afastam das proximidades da planta onde foram criadas, mesmo quando não têm prole. Isto pode ser explicado, seja por filopatria, seja porque, pelo menos na área onde se desenvolveu o presente estudo, as plantas hospedeiras desenvolvem-se em manchas descontínuas. Assim localizam-se relativamente distantes umas das outras, especialmente para insetos que raramente voam e que quando o fazem, possuem vôo curto, como *O. tricolorata* e *S. lineatocollis*. A probabilidade de a desova pertencer a um irmão é, provavelmente, menor, uma vez que os machos são itinerantes nas plantas. Reforça esta afirmação o fato de, ao contrário das fêmeas, não terem sido observadas ocorrências de machos presentes em dois ciclos reprodutivos distintos.

Além dos motivos relacionados no parágrafo anterior, a presença de várias fêmeas em uma mesma planta, inclusive quando não são responsáveis

por imaturos, pode estar ligada à uma estratégia, igualmente altruística, de defesa da espécie. Logo após emergirem, os adultos de *O. tricolorata* possuem coloração uniforme de tonalidade verde clara. Esta coloração é bem diferente daquela aposemática que ostentam ao sair de seus sítios de diapausa para iniciar nova estação reprodutiva (Fig. 5). Sempre que tocado com os dedos libera substâncias líquidas pela boca e base das antenas, o que não ocorre quando seguro com auxílio de pinças. Estas substâncias exalam odor que talvez seja suficiente para desencorajar a atividade de um possível predador (ATKINS, 1980). A presença de várias fêmeas, mesmo sem proles, provoca um aumento da densidade nas plantas hospedeiras e acarreta maior probabilidade de sobrevivência da espécie como um todo, uma vez que a existência de vários organismos juntos poderia servir para que um predador "aprendesse" a evitá-los (BLEST, 1963; DIAS, 1975; 1976; McEVOY, 1979; NAULT & PHELAN, 1984). Esta seria, inclusive, uma razão adicional da longevidade destes cassidíneos (Cap. 1). Como já explicitado acima, não existe auxílio direto entre os indivíduos para combate a inimigos naturais, porém, a agregação poderia, além disso, facilitar o encontro das fêmeas pelo macho itinerante (CARDÉ & BAKER, 1984).

Segundo definido por TRIVERS (1971), uma situação é altruísta quando a ação de um indivíduo beneficia outro com um custo maior para o organismo ativo do que teria se não houvesse tal comportamento. Informou, ainda, que haveria seleção favorável para indivíduos com esta característica, dependendo de três condições: a- quando existem, durante todo o período de vida do altruísta, várias dessas situações; b- quando um altruísta interage repetidamente com um pequeno conjunto de indivíduos; c- quando pares de altruístas estão dispostos "simetricamente" a situações altruístas, de tal modo que ambos têm oportunidade de beneficiar-se igualmente. Este autor elabora,

também, seis parâmetros biológicos nos quais estas três condições seriam selecionadas favoravelmente: 1- longa duração de vida; 2- baixa taxa de dispersão; 3- alto grau de mútua dependência; 4- cuidado parental; 5- hierarquia dominante; 6- ajuda em combate. *O. tricolorata* não se enquadraria em apenas nos dois últimos parâmetros. Estas condições explicariam a atuação das fêmeas tomando conta de proles que não as suas. Têm longo período de vida, pois podem sobreviver a pelo menos duas fases reprodutivas, ou seja, em torno de dois anos, não se dispersam a grandes distâncias do local de nascimento e apresentam cuidado parental. A atuação da fêmea sobre os dois conjuntos e a constatação da não diferenciação de suas próprias proles de outras de mesma espécie, demonstram que a possibilidade de serem submetidas a situações altruísticas existe e há estreitos graus de dependência mútua entre as fêmeas, apesar de não se auxiliarem diretamente.

Embora a fêmea estivesse sempre presente junto à prole, aparentemente as larvas quando se movimentavam, para mudar de folha ou se dirigir ao local onde empupariam, não eram "tuteladas" pela guardiã. Avistaram-se, em pelo menos sete ocasiões, larvas locomovendo-se para outro local sem se importar com a fêmea. Em três destas vezes a guardiã procurava se manter à frente do conjunto, talvez tentando impedir o movimento na direção tomada pela prole. Nunca foram bem sucedidas. As larvas passavam por ela no ramo, em região abaixo da qual estava posicionada. Em duas ocasiões as larvas dirigiram-se para empupar e, somente uma hora e meia após estarem todas imbricadas, é que as respectivas fêmeas chegaram até elas. Durante todo o tempo em que as larvas se movimentaram pela planta, até encontrarem o local onde se imbricariam, as duas guardiãs permaneceram paradas. Uma em bifurcação do ramo e a outra junto ao que restou do último pecíolo comido pelas larvas. Em outras seis

ocasiões em que puderam ser observadas dirigindo-se para o local onde, posteriormente, se empupariam, a guardiã estava junto, mas sempre atrás das larvas. Parece haver liberação, pelas larvas, de algum feromônio que as mantém sempre unidas. Quando se movimentavam pela planta, muitas vezes acontecia de algumas tomarem rumo diferente da maioria. Porém, após percorrerem poucos centímetros em outra direção, paravam e retornavam ao caminho do conjunto. Mesmo que este já estivesse vários centímetros adiante, aquelas que se desgarravam conseguiam chegar até ele. Idêntico comportamento foi constatado em larvas de *Acromis sparsa* (Chysomelidae:Cassidinae) (WINDSOR, 1987) e em larvas do sínfita *Dielocerus diasí* (Hymenoptera) (DIAS,1976). Ambas espécies apresentam cuidados parentais.

Não existe qualquer liderança entre as larvas. Em dez ocasiões, em datas diversas nos dois ciclos, as larvas que estavam na dianteira de um conjunto que se movimentava foram retiradas e colocadas atrás de todas ou em outros ramos. Em nenhuma das vezes o conjunto deixou de prosseguir na direção anteriormente seguida e as que passaram a se localizar na retaguarda não tentaram se dirigir novamente para a vanguarda.

Houve união de três pares de proles, em ocasiões diversas, quando se deslocavam pela planta. O conjunto reunido, mesmo com indivíduos de estádios diferentes, ficava sempre sob a guarda de apenas uma das fêmeas. O que é mais uma demonstração da incapacidade das guardiãs distinguirem seus próprios descendentes. Como nunca foi observado o exato momento em que aconteceram os encontros, não foi possível constatar como se dá o predomínio de uma sobre a outra. Em uma das ocasiões a fêmea que abandonou foi encontrada em região próxima logo após os dois conjuntos terem se misturado. Colocada novamente sobre a prole, foi rechaçada pela então guardiã, que arremetia seu

corpo contra ela até conseguir afastá-la em definitivo (semelhante à unidade comportamental número 3). A fêmea rechaçada não brigava com tanta intensidade como a outra. Por seus próprios meios nunca a fêmea "expulsa" retornou ao conjunto de larvas, embora fosse vista várias vezes em folhas da mesma planta. Os imaturos da fêmea deslocada estavam em estágio mais avançado e empuparam primeiro. Houve várias emergências destes organismos, mas por causa de chuvas que danificaram o conjunto, não foi possível saber se provenientes das duas proles ou se apenas de uma. Um par de pupas (uma de cada conjunto), levado a laboratório, emergiu. Em um dos outros dois pares que se misturaram houve ataque de moscas parasitóides, havendo 2 emergências, não se podendo detectar a qual conjunto pertenciam. No restante não houve emergências, predado que foi por mariposas.

IV- CONCLUSÕES

1- *O. tricolorata* é uma espécie subsocial, sendo que somente a fêmea participa da proteção à prole, permanecendo junto a esta desde a desova até a emergência do adulto. Com este comportamento há maior sobrevivência da prole.

2- Embora a fêmea exerça constantemente a guarda dos imaturos, não consegue diferenciar a sua própria prole daquela proveniente de outra fêmea da mesma espécie. Esta característica faz com que possa, casualmente, atuar como guardiã em prole que não lhe pertence.

3- Antes da oviposição a fêmea percorre diversas vezes, durante vários minutos, todas as folhas da planta hospedeira. Nunca oviposita naquelas onde já existe outro herbívoro, evitando assim competição pelo recurso alimentar.

4- Todas as desovas e larvas dos três primeiros estádios de *O. tricolorata* que ficam sem a presença da guardiã são predadas. Alguns indivíduos de proles abandonadas em 4º e 5º estádios larvais, pré-pupas e pupas, conseguem atingir o estágio adulto.

5- As larvas de 5º estágio embricam-se em ramo da planta hospedeira situado abaixo das plantas suportes antes de atingirem o estágio pupal. Sendo local menos exposto a luz solar e menos freqüentado por formigas, oferece maior segurança contra desidratação e ataques de predadoras.

6- As fêmeas, com prole sob sua guarda, só se alimentam quando as larvas também estão em atividade alimentar. Por não abandonarem ovos e pupas não se alimentam enquanto a prole está em um destes dois estágios.

CAPÍTULO III

**Inimigos naturais de *O. tricolorata* na Serra do Japi,
Jundiaí-SP.**

I- INTRODUÇÃO

Nenhum campo de conhecimento sobre a biologia de insetos da subfamília Cassidinae, presentes na fauna brasileira, oferece melhor visualização da grande deficiência existente em pesquisas, tendo como objeto estes organismos, quanto aquele que se refere às atividades de outros insetos como seus inimigos naturais (FRIEIRO-COSTA, 1984; BUZZI, 1988).

1.1- Parasitóides de ovos

O termo parasitóide foi empregado pela primeira vez por O. M. REUTER (citado por ASKEW, 1971; PRICE, 1975; VINSON, 1976; 1984), em 1913 para distinguir insetos parasitas típicos daqueles que o são apenas na fase imatura. FLANDERS (1973), propôs o termo carnivoróide para distinguir estes organismos, mas este nome praticamente não é utilizado pela comunidade científica. DOUTT (1959), estabeleceu que para um organismo ser classificado como parasitóide deve atender a 6 diferentes características: 1- o desenvolvimento do organismo obrigatoriamente destrói seu hospedeiro; 2- apenas os estádios imaturos são parasitas, os adultos têm vida livre; 3- não mudam de hospedeiro enquanto se desenvolvem; 4- normalmente o hospedeiro é da mesma classe taxionômica; 5- se comparados com o tamanho do estágio do hospedeiro que o contém, são relativamente grandes; 6- como parâmetro de dinâmica de populações, atuam mais como predadores do que como parasitas. ASKEW (1971), preferiu denominá-los parasitas Protelianos, dada a característica destes animais de só atuarem como parasitóides enquanto imaturos, mas este nome também é pouco usado na vasta literatura existente sobre este tipo de organismos. Entre os cassidíneos da fauna Paleártica é encontrada a maioria das

referências a insetos parasitóides que atacam imaturos na fase de ovo desta subfamília. MUIR & SHARP (1904), referem-se a calcidóides que atacam ovos de *Aspidomorpha puncticosta*, informando, ainda, que a ooteca secretada por estes indivíduos não oferece proteção contra a atividade do parasitóide. KOSIOR (1975), menciona, em sua abrangente pesquisa com várias espécies do gênero *Cassida*, nove espécies de microhimenópteros parasitóides, distribuídos em três diferentes famílias: Tetracampidae, Eulophidae e Mymaridae. WARD & PIENKOWSKI (1978), estudando ovos de *Cassida rubiginosa* Müller, cassidíneo acidentalmente introduzido na América do Norte, não encontraram nenhum parasitóide de ovos.

Em BUZZI (1988), encontra-se a maioria das citações dos trabalhos existentes com parasitóides de ovos que atacam cassidíneos da fauna neotropical. Em FRIEIRO-COSTA (1984), encontra-se a primeira citação de um parasitóide de ovos em *Gratiana spadicea* (Klug, 1829). Em SILVA et al (1968), encontram-se citações de 23 gêneros e 86 espécies de cassidíneos que atacam plantas no Brasil, porém, parasitoidismo de ovos somente é citado para *Chelymorpha* spp.

Dentre os insetos da ordem Hymenoptera que apresentam organismos parasitóides de ovos na região neotropical, destacam-se aqueles pertencentes ao gênero *Emersonella* (Eulophidae: Entedontinae). Esta família possui grande número de gêneros e espécies. Segundo CLAUSEN (1940), são encontrados como parasitóides de insetos considerados pragas importantes de várias espécies de vegetais cultivados pelo homem. Estão representados nas regiões Holártica, Neotropical e Etiópica. Apresentam grande diversidade de hábitos e preferências quanto a hospedeiros. ASKEW (1971), informou que, embora possam ser encontradas algumas espécies possuidoras de

representantes hiperparasitóides, estes organismos atuam, geralmente, como parasitóides primários e atacam, tipicamente, larvas de lepidópteros. Porém, quando utilizadas em pesquisas aplicadas visando controle biológico de insetos considerados pragas, raras foram as espécies com as quais se obtiveram resultados positivos (CLAUSEN, 1940). Devido à grande diversidade de formas, ao largo espectro de hospedeiros utilizados e à diversificada gama de hábitos, os estudos destes microhimenópteros são melhor conduzidos com base nas características das subfamílias a que pertencem (CLAUSEN, 1940; ASKEW, 1971).

Os organismos pertencentes à subfamília Entedontinae, têm sua biologia pouco conhecida e estudada (CLAUSEN, 1940; FRIEIRO-COSTA, 1984). Para esta subfamília, LIMA (1962), citou 23 espécies, distribuídas em 12 gêneros com hospedeiros conhecidos na fauna brasileira. De SANTIS (1980), citou 11 gêneros e 26 espécies conhecidas para o Brasil. Segundo CLAUSEN (1940), estes organismos têm ciclo de vida curto, necessitando de 15 a 20 dias para completá-lo. A maior parte deste tempo é dispendida na fase pupal. Embora haja uma predominância de fêmeas, não são conhecidas evidências concretas de reprodução partenogenética (CLAUSEN, 1940).

A biologia das espécies pertencentes ao gênero *Emersonella* também é pouco conhecida. Segundo BOUCEK (1977), as espécies deste gênero são restritas às Américas e se desenvolvem parasitoidando ovos de coleópteros da família Chrysomelidae. Ovos de espécies das subfamílias Cassidinae, Hispinae, Criocerinae e Eumolpinae são hospedeiros de organismos deste gênero de microhimenópteros (De SANTIS, 1983). No catálogo de KROMBEIN et al (1979), para a América ao norte do México, são citadas apenas duas espécies deste gênero: *E. lemae* Girault, 1916, que ataca ovos de *Lema trilineata* (Oliv)

(Chrysomelidae: Criocerinae) e *E. niveipes* Girault, 1917, que sobrevive em ovos de *Chelomorpha cassidea* F. (Chrysomelidae: Cassidinae). Além destas citadas por KROMBEIN et al (1979), De SANTIS (1979), relacionou ainda *E. fuscipennis* Girault, 1920, não informando o hospedeiro. BOUCEK (1977), cita mais duas espécies: *E. palmae* BOUCEK, 1977, que parasitoidisa ovos de *Hispoleptis subfasciata* Pic (Chrysomelidae: Hispinae) e *E. rotunda* (Ashmead, 1894), sem detalhar o hospedeiro. De SANTIS (1983), citou, ainda, *E. saturata*, informando apenas que foram criadas em ovos de cassidíneos; *E. nigricans*, criada em ovos de *Colaspis* sp (Chrysomelidae: Cassidinae); *E. ooecia*, em ovos de *G. spadicea* (Klug, 1829)(Chrysomelidae: Cassidinae) e *E. lecitophaga*, sem precisar o hospedeiro. Para a fauna brasileira são citadas as espécies *E. niveipes* Girault, 1917 como parasitóide de ovos de *Stolas* sp (Chrysomelidae: Cassidinae) (CARROL, 1977; 1978) e *E. ooecia*, parasitoidando ovos de *G. spadicea* (De SANTIS, 1983; BECKER & FRIEIRO-COSTA, 1987; 1988).

1.2- Parasitóides de larvas e pupas

Atacam imaturos destes cassidíneos nos estágios larval e pupal, insetos parasitóides de duas ordens: Hymenoptera e Diptera.

1.2.1. Ordem Hymenoptera

Em BUZZI (1988), encontram-se algumas citações de organismos desta ordem que atuam sobre larvas e pupas de cassidíneos. Todos pertencentes à família Chalcididae, que são, principalmente, parasitóides de larvas de outros insetos (LIMA, 1962). São relacionados insetos do gêneros *Brachymeria* sp e *Spilochalcis* sp. HABIB & VASCONCELLOS-NETO (1979), informaram que larvas de *Botanochara impressa* são atacadas por parasitóides do gênero *Brachymeria* sp. Os organismos deste gênero são os mais comuns

representantes desta família e parasitóides de insetos considerados pragas importantes em várias culturas (CLAUSEN, 1940; LIMA, 1962).

Embora não tenham sido encontrados trabalhos de pesquisa sobre a atuação destes organismos em imaturos de espécies subsociais, a literatura é rica quanto a pesquisas a respeito do comportamento destes himenópteros parasitóides em busca de seus hospedeiros (e.g. WAAGE, 1979; VINSON, 1976; 1981; 1984; WESELOH, 1981; ARTHUR, 1981; van ALPEN & VET, 1986).

1.2.2- Ordem Diptera

Insetos desta ordem que são encontrados atacando larvas de cassidíneos são todos da família Tachinidae, que é, do ponto de vista econômico, a mais importante família dentre os dípteros entomófagos (CLAUSEN, 1940; ASKEW, 1971). *Eucelatoriopsis parkeri* Sabroski utiliza larvas de *Anacassis fuscata* (Klug, 1829) e *A. prolixa* (Boh., 1855), como hospedeiras (BUZZI, 1975b; 1988). A atuação destes dípteros em insetos subsociais não é registrada em qualquer pesquisa.

1.3- Insetos predadores

1.3.1- Predadores de estágios imaturos

1.3.1.1- Ordem Hymenoptera

As formigas constituem-se nas principais predadoras dentre os himenópteros. Aquelas que complementam sua dieta em nectários extraflorais presentes em várias espécies vegetais, sejam as que forrageiam em grupo, sejam

as solitárias, destacam-se entre as principais agressoras. Atacam todos os estágios (ELIAS, 1983; BEATTIE, 1985).

A inexistência de chaves atualizadas que permitam a perfeita identificação das espécies de formigas que atacam *O. tricolorata*, impedem, também, que se obtenham dados da literatura sobre a atuação destes organismos em outros insetos (Jorge L. Machado Diniz, informação pessoal).

1.3.1.2- Ordem Hemiptera

Segundo a literatura, estes insetos são encontrados predando imaturos de insetos terrestres de várias ordens. Dentre estes predadores destacam-se, principalmente, hemípteros das famílias Pentatomidae (Asopinae), Reduviidae e Miridae (CLAUSEN, 1940; LIMA, 1940). Entre os da subfamília Asopinae, destacam-se as espécies do gênero *Stiretrus*, que podem ser fitófagas no primeiro estágio ninfal, mas após e na fase adulta, em sua grande maioria, são exclusivamente predadores, especialmente de larvas de lepidópteros e de coleópteros, principalmente da superfamília Chrysomeloidea (LIMA, 1940). Há poucos estudos sobre a atuação destes insetos presentes na fauna brasileira (Jocélia Grazia, comunicação pessoal). Insetos deste gênero são encontrados atacando larvas de *Acromis sparsa* Boheman (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae), que também apresenta cuidados parentais (WINDSOR, 1987).

1.3.1.3- Ordem Lepidoptera

Apesar da grande maioria das espécies desta ordem possuir o hábito alimentar herbívoro, sendo, devido a isto, consideradas graves predadoras de espécies vegetais cultivadas, algumas alimentam-se de outros insetos. Na literatura observa-se que as presas mais visadas por estas predadoras pertencem

à subordem Homoptera, sendo os ovos o estágio mais atacado (CLAUSEN, 1940; LIMA, 1949). Nos lepidópteros, este hábito alimentar está presente principalmente entre as mariposas. Entre estas, o exemplo mais citado pertence ao gênero *Eublemma*, que ataca principalmente ovos de homópteros da família Coccidae (CLAUSEN, 1940; LIMA, 1949).

1.3.1.4- Ordem Orthoptera

Embora a maioria destes insetos seja herbívora, alguns são onívoros e habitualmente predadores de outros insetos de várias ordens (LIMA, 1939; CLAUSEN, 1940; BRUSCA & BRUSCA, 1990).

Com respeito às duas últimas ordens existem poucos estudos quanto aos representantes cujo hábito alimentar não seja o herbívoro.

1.3.2- Predadores do estágio adulto

Os principais predadores de insetos, em vários estágios, que são encontrados em plantas são hemípteros da família Reduviidae (CLAUSEN, 1940). Tanto as ninfas quanto os adultos apresentam este hábito alimentar.

1.4- OBJETIVOS

A presente pesquisa visou:

1- identificar os inimigos naturais que atuam sobre os imaturos e adultos de *O. tricolorata*.

2- verificar como se comportam estes inimigos naturais face à proteção exercida pela fêmea guardiã.

II- MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Metodologia em campo

Normalmente realizavam-se quatro viagens semanais ao local da pesquisa para observações do comportamento, seja de *O. tricolorata*, seja de seus diversos inimigos naturais. Durante o período compreendido entre os meses de novembro a março, permanecia-se, em média, 10 horas (amplitude de 8 a 12 horas), na área de pesquisa. Realizaram-se várias observações noturnas, quando permaneciam-se 24 horas no local de pesquisa.

Visualmente observaram-se desovas atacadas mesmo após a eclosão das larvas. Com a finalidade de se verificar ocorrência de atuação de predadores nos restos dos ovos após a eclosão das larvas do cassidíneo, 30 desovas não foram retiradas das folhas após a saída dos imaturos e foram observadas ao longo do tempo, nos dois ciclos. Para agilizar o trabalho marcava-se a folha com um número escrito com caneta de cor vermelha. Portanto, esta folha recebia dois números, o da fêmea e o da desova.

Para se conhecer o caminho utilizado pelas formigas para chegarem aos nectários extraflorais e às folhas, retiraram-se todas as formigas presentes em exemplares de *I. alba* com o auxílio de um pincel embebido em álcool. Este procedimento foi realizado oito vezes, em ocasiões e plantas diferentes (todas no segundo ciclo). Foram utilizadas plantas com número variável de ramos e com diferentes plantas suportes. Após a retirada observava-se o vegetal e cronometrava-se o tempo que as formigas demoravam para

novamente estar presente nas folhas e anotava-se o caminho escolhido para chegar aos nectários.

Coletaram-se os inimigos naturais encontrados atuando sobre *O. tricolorata* que, juntamente com aqueles provenientes de desovas e larvas (de diversos estádios) coletadas, foram enviados a especialistas para identificação.

III- RESULTADOS E DISCUSSÃO

As várias fases pelas quais passa *O. tricolorata*, desde ovo até adulto, sofrem ataques de varias espécies de insetos.

3.1- Inimigos naturais de ovos

3.1.1- Parasitóides de ovos

Encontrou-se apenas o microhimenóptero *Emmersonella niveipes* Girault, 1917 (Eulophidae: Entendontinae) atacando ovos de *O. tricolorata*.

Em 12 ocasiões, durante os dois ciclos, foi possível observar-se completamente, desde a chegada até o abandono, o comportamento de ataque destes organismos. Em duas destas a guardiã estava em cópula. Em 15 outras vezes este fenômeno foi presenciado após ter sido iniciado. Houve ataques tanto no período da manhã quanto no da tarde, nunca se observou qualquer atuação à noite. Em 4 ocorrências havia duas fêmeas do parasitóide atacando a mesma desova (Fig. 18) e, em uma, foram observadas 4 em torno de um único conjunto de ovos. Embora se comportassem de maneira semelhante, com movimentos idênticos, não pareciam atuar em equipe e nunca duas atacavam ao mesmo tempo. Somente pôde ser observada a atividade da fêmea parasitóide após esta ter encontrado a desova do hospedeiro, não tendo sido possível observar o comportamento de localização do recurso. Os padrões comportamentais então observados consistiam, principalmente, em tentativas de atrair a atenção da fêmea guardiã e retirá-la de sobre os ovos. O parasitóide aproxima-se do local da desova tanto pela frente, como pelos lados ou por trás. Esta aproximação nunca

passa despercebida à fêmea que, normalmente, está posicionada sobre o conjunto de ovos. Na maioria das vezes em que tentou chegar à desova o parasitóide o fez pelos flancos (nas diversas observações realizadas contaram-se 22 vezes) ou pela frente (17 vezes). Aproximações por detrás apenas foram observadas em 3 ocasiões. Ao verificar a presença do atacante a guardiã imediatamente se colocava de frente para ele acompanhando seus movimentos. Apesar de minúsculo, se comparado com o tamanho do cassidíneo (Figs. 18, 19, 20 e 21), a movimentação do parasitóide sobre a folha é, provavelmente, o fator que provoca o início do comportamento de defesa da fêmea. Este é sempre o mesmo, não importando a direção de onde advenha o ataque, inclusive quando o inimigo se aproxima pela lateral da guardiã e, portanto, fora de seu ângulo de visão. Não foi possível verificar se a percepção do inimigo natural é feita visualmente ou por alguma substância exalada pelo parasitóide ao invés de ser iniciada pelo atrito causado pela movimentação deste na lâmina foliar. Normalmente o parasitóide pousa perto da borda da folha e vem caminhando em direção à desova até que a fêmea inicia seu comportamento de defesa. Este consiste em arremeter o corpo contra o intruso (Fig. 19), que imediatamente voa e pousa em local próximo, em qualquer das faces da folha. A partir do primeiro movimento de defesa a fêmea passa a se locomover rapidamente em torno da desova, podendo ir até à outra face da folha sempre correndo rapidamente para onde o parasitóide se posiciona, tentando desalojá-lo com o próprio corpo. O inimigo natural voa antes da guardiã chegar perto. Estes movimentos se repetem várias vezes, até que a fêmea se distancie do conjunto de ovos o suficiente para que o parasitóide voe até eles e se introduza no vão existente entre os ovos e a lâmina foliar (Fig. 20). Há este espaço porque os ovos são pedunculados, inserindo-se o parasitóide entre as hastes, utilizando a desova como proteção contra a fêmea que, embora faça tentativas, não consegue removê-lo. Estando

completamente fora do alcance da guardiã, deposita os ovos (a permanência máxima sob a desova foi de 10 segundos). Após o ataque, o parasitóide sai, atraindo novamente a atenção da fêmea que, muitas vezes, ainda não voltou para o seu posto, mas como voa imediatamente, não é molestado. Em três ocasiões, o inimigo natural saiu de sob a desova, pousou em local próximo e voltou a pousar na folha da oviposição poucos minutos após, mas em apenas uma destas vezes retornou para debaixo dos ovos.

A existência dos pedúnculos nos ovos, pode ser um resquício da evolução do cuidado parental. Alguns insetos, não subsociais, colocam seus ovos na extremidade de pedúnculos, dificultando a atuação dos predadores [por exemplo, espécies da ordem Neuroptera (Crisopidae)]. Provavelmente antes de permanecer guardando os ovos, as fêmeas de *O. tricolorata* também os colocavam sobre pedúnculos e os abandonavam.

As emergências dos adultos de *E. niveipes* acontecem quase simultaneamente com as eclosões das larvas do hospedeiro. Observaram-se adultos dos parasitóides emergindo junto com os imaturos em cinco ocasiões. Logo após emergirem colocam-se sobre os élitros da fêmea (Fig. 21). Em dezessete oportunidades foram vistas guardiãs com prole, normalmente no estágio larval, e parasitóides sobre suas asas. Em três outras vezes havia parasitóides nos élitros de fêmeas marcadas sem prole e em onze vezes foram observados parasitóides nas carapaças de cassidíneos não marcados. Destas últimas, em duas ocasiões, estavam sobre machos em cópula.

Estes inimigos naturais encontrados sobre os élitros tanto de machos quanto de fêmeas sem prole, podem estar se utilizando destes foreticamente. Tal comportamento permite que estejam presentes quando da

oviposição, possibilitando que a emergência seja sincronizada com a eclosão das larvas. Esta sincronia é de fundamental importância para a sobrevivência da prole do inimigo natural, uma vez que após haver a eclosão das larvas a guardiã não mais se preocupa com a desova que pode ser ainda atacada por formigas (Fig 24).

Como todas as desovas abandonadas antes da eclosão são predadas, o parasitóide necessita encontrar o recurso em tempo de se aproveitar da atuação da guardiã para que sua própria prole tenha sucesso. Portanto, precisa sincronizar o seu ciclo com o de seu hospedeiro (TAUBER, TAUBER & MASAKI, 1986). Embora alguns possam alterar o desenvolvimento de acordo com o estado do embrião (TAUBER, TAUBER & MASAKI, 1986), estando presente sobre qualquer dos cassidíneos adultos quando da cópula (quando a fêmea está sem prole) pode mais facilmente estar próximo quando da oviposição, se esta acontecer rapidamente. Parasitóides observados sobre a fêmea, imediatamente após a eclosão (Fig. 21), provavelmente são machos (que normalmente emergem antes das fêmeas), à espera do nascimento destas. Posicionando-se sobre as asas do cassidíneo não são visualizados pela guardiã, não sendo assim molestados.

3.1.2- Predadores de ovos

Somente encontraram-se formigas predando os ovos de *O. tricolorata*. A defesa proporcionada pela fêmea foi de grande eficiência contra atuação destas predadoras. Observaram-se duas espécies atuando sobre os ovos: *Crematogaster* sp e *Pseudomyrmex* sp. O modo de ataque, porém, era diferente. As do gênero *Crematogaster* sp agiam em conjunto, cortavam a desova em vários pedaços e carregavam-nos para o ninho (Fig. 25). Aquelas

pertencentes ao gênero *Pseudomyrmex* sp eram solitárias e atacavam os ovos no local, cortando-os e sugando o conteúdo (Fig. 26).

Apenas uma única vez foi possível acompanhar o comportamento da fêmea na defesa de sua desova contra um ataque de formigas (*Crematogaster* sp). Fazendo jus à etimologia do nome da subfamília a qual pertencem, ("Cassis" = escudo), a guardiã colocava-se de tal forma sobre as patas que ficava perpendicular ao plano da folha e, como um escudo natural, ia empurrando com os élitros as formigas para longe de sua desova. Caminhava em semicírculos em torno da desova de modo que estava sempre se interpondo entre esta e as agressoras. Quando investia recolhia as antenas sob o pronoto. Este era movimentado com violência para baixo e para cima de tal maneira que se alguma das atacantes penetrasse no espaço formado entre o pronoto e a margem dos élitros poderia ser imobilizada e, talvez, tivesse parte do corpo seccionada. Em um dos ataques, estando próxima à borda da folha, conseguiu projetar uma das atacantes ao solo. Tal atividade foi presenciada após já ter sido iniciada e alongou-se por 23 minutos mais, até que as predadoras abandonaram o ataque.

Observações realizadas com conjuntos de ovos abandonados, seja porque devido ao manuseio excessivo a fêmea não voltou após marcada, seja porque a guardiã foi predada, seja porque com a chuva intensa a fêmea se deixou cair e, por qualquer motivo, não retornou à prole, demonstraram que todas as desovas (n= 83, sendo 73 nos dois ciclos estudados e 10 no ciclo de 87/88) que ficavam sem guardiã eram predadas pelas formigas. O intervalo máximo transcorrido entre o abandono e a predação foi de três dias e o mínimo observado foi em torno de quatro horas. Em apenas uma ocasião não ocorreu a atuação das formigas em desova abandonada. Porém, a folha onde esta se localizava foi quase totalmente enrolada por larva de lepidóptero, o que, inclusive, deve ter sido

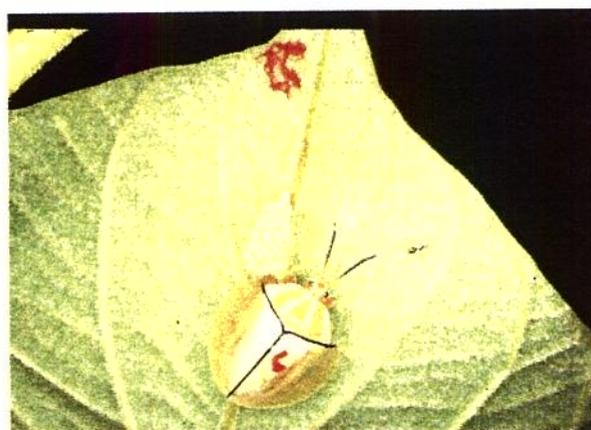
o motivo do abandono. Levando-se em consideração o comportamento da fêmea ao ovipositar (cap. 2), quando houve a desova este outro herbívoro não devia estar presente. Sendo a deposição de ovos em folhas com a presença de outros herbívoros um fato incomum e, como esta situação não foi observada quando da marcação, é de se supor que, de fato, a larva não estivesse na folha quando da oviposição.

Por causa da remoção das desovas por *Crematogaster* sp a marcação da folha com o número da fêmea, realizada inicialmente para tornar mais fácil posteriores localizações, foi de grande valia na constatação do comportamento de predação seguido da remoção dos ovos. No local onde estavam depositados restavam apenas leves vestígios da substância utilizada para fixá-los o que, muitas vezes, era insuficiente para se constatar, com segurança, presença anterior de desovas. A atuação de *Pseudomyrmex* sp é mais visível, já que os resquícios dos ovos (às vezes restavam, também, alguns ovos intactos) permaneciam. Em várias ocasiões constatou-se que mesmo após atuação destas formigas, houve participação, também, de *Crematogaster* sp já que o restante dos ovos desapareceu posteriormente.

Das 30 desovas que foram observadas nas folhas após a eclosão das larvas, 28 foram parcial ou totalmente predadas por formigas. As 2 restantes não foram atacadas. A atuação dos predadores se deu a intervalos irregulares (variou de 1 a 5 dias). Embora de algumas destas desovas só tenham restado poucos resíduos, nenhuma delas foi totalmente removida, como acontece com aquelas que são abandonadas pela fêmea antes da eclosão.



18



19



20



21

Figura 18- Desova de *O. tricolorata* sendo atacada por duas fêmeas do parasitóide *E. niveipes*. Serra do Japi - janeiro/89.

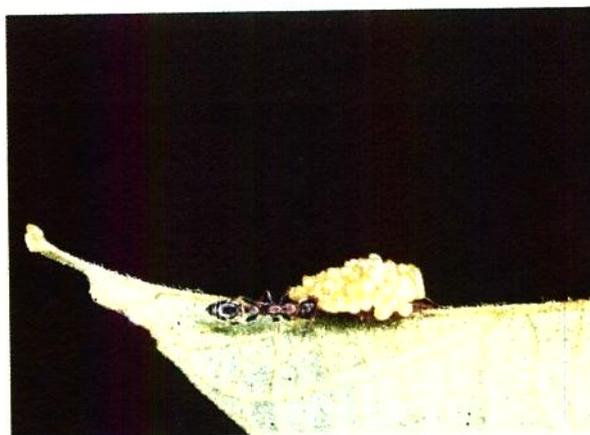
Figura 19- Fêmea de *O. tricolorata* arremetendo contra fêmea de *E. niveipes* que tenta alcançar desova sob sua guarda. Serra do Japi - fevereiro/89

Figura 20- Fêmea de *O. tricolorata* tentando desalojar fêmea de *E. niveipes* que se encontra entre seus ovos e a lâmina foliar. Serra do Japi - janeiro/89

Figura 21- Fêmea de *O. tricolorata* com prole recém emergida e com oito parasitóides em seus élitros. Serra do Japi - dezembro/88.



22



23



24



25

Figura 22- Formigas do gênero *Crematogaster* cortando desova de *O. tricolorata*, na Serra do Japi - novembro/88

Figura 23- Formiga do gênero *Pseudomyrmex* atacando desova abandonada de *O. tricolorata* na Serra do Japi - março/90.

Figura 24- Formiga do gênero *Pseudomyrmex* atacando desova de *O. tricolorata* de onde já houve eclosão das larvas na Serra do Japi - março/90.

Figura 25- Mosca do gênero *Eucelatoriopsis* atacando conjunto de larvas de *O. tricolorata* na Serra do Japi - novembro/89

3.2- Inimigos naturais de larvas e pupas

3.2.1- Parasitóides de larvas e pupas .

3.2.1.1- Dípteros parasitóides de larvas

As larvas de *O. tricolorata* são atacadas por moscas do gênero *Eucelatoriopsis* sp (Tachinidae). Estes insetos parasitóides têm comportamentos semelhantes àqueles já descritos para os organismos que atacam os ovos. Posicionam-se na folha ou no pecíolo de modo a atrair a guardiã para longe de sua prole, voam rapidamente para o conjunto de larvas e depositam seus ovos (Fig. 25). Apenas uma vez pôde ser acompanhado este comportamento em sua totalidade. Embora tenha sido observada a mosca sobre a prole e, posteriormente, ter-se constatado que houve saída de dípteros das larvas, quando do ataque não se conseguiu visualizar os ovos do inimigo natural.

Embora os imaturos dos cassidíneos parasitoidados dirijam-se com o conjunto para o ramo onde empuparão, não atingem o estágio pupal e apresentam um orifício característico na região dorsal, normalmente próximo à cabeça, que indica a saída de larva do díptero. Apesar de ter sido constatada apenas visualmente, observou-se que a maioria dos imaturos parasitoidados por moscas posicionam-se, principalmente, nas duas extremidades do conjunto de pupas.

Embora o normal seja encontrarem-se os indivíduos atacados pelas moscas agregados à prole empupada, mortos e completamente desidratados, em três ocasiões avistaram-se estas larvas caídas no solo imediatamente abaixo da prole ainda em desenvolvimento. Por esta razão a

contagem das larvas parasitoidadas, encontradas embricadas no ramo, não é indicação segura da quantidade efetivamente atacada por dípteros parasitóides.

Estes dípteros obtêm total proteção da fêmea guardiã, uma vez que atacam as larvas e as abandonam antes que estas atinjam o estágio pupal.

3.2.1.2- Himenópteros parasitóides de larvas e pupas

Os imaturos de *O. tricolorata* no estágio larval foram parasitoidados por microhimenópteros do gênero *Brachymeria* sp (Chalcididae). O comportamento destes insetos é semelhante aos dois anteriormente relatados. A fêmea aproxima-se da prole hospedeira andando, pelo pecíolo ou pela própria folha, ou voando. Ao contrário dos dípteros, pode atacar imaturos que recém atingiram o estágio pupal, cujas carapaças ainda não estejam totalmente esclerotizadas. Se não é percebida pela fêmea até se posicionar sobre a prole, assim que o faz a intensa movimentação dos abdomes das larvas atrai a atenção da guardiã que arremete contra ela. Como o inimigo natural é mais rápido, voa para um ponto distante de onde se localiza a fêmea, muitas vezes ficando ainda sobre os organismos atacados, em seus círculos mais externos, levando a fêmea a segui-lo (Figs. 26 e 27). Retorna rapidamente e, enquanto a fêmea está distante, ovipõe. A movimentação dos abdomes das larvas ou pupas não afeta o comportamento da agressora, que anda sobre elas, muitas vezes passando de um abdome levantado para outro. Permanece sobre aquele ponto por poucos segundos, pois logo foge da guardiã. Esta atividade pode durar vários minutos. Em seis ocasiões este comportamento foi observado em sua totalidade, e a duração do ataque variou de 20 a 55 minutos. Houve inúmeras investidas do inimigo natural entremeadas por diversos minutos em que permanecia parado em outros locais, seja em outras folhas, no pecíolo ou no ramo da planta. Em outras

16 oportunidades esta atividade foi presenciada após haver sido iniciada. Durante as paralisações ocupava-se em passar as patas anteriores nas antenas, asas e uma sobre a outra. Não houve preferência por períodos do dia, observaram-se ataques durante a manhã e durante a tarde. Nenhuma atividade foi constatada à noite.

Embora ataquem as larvas, os microhimenópteros só irão emergir das pupas do hospedeiro. Houve emergências vários dias após a saída dos cassidíneos adultos, tanto em conjuntos de pupas observados no campo quanto naqueles levados a laboratório. Normalmente começam a emergir em torno de sete dias após os hospedeiros atingirem o estágio adulto. Evidencia-se facilmente a emergência destes parasitóides pelo orifício que fazem na região da cabeça. Ao contrário das desovas, as pupas dificilmente sofrem ataques de formigas. Estas raramente são encontradas na região dos ramos onde aquelas se desenvolvem. Dos 86 conjuntos de pupas observados, apenas três foram predados pelas formigas.

O padrão comportamental característico de todos os parasitóides que atacam os imaturos de *O. tricolorata* é semelhante, demonstrando uma evolução convergente, pois insetos de variadas espécies têm o mesmo modo de suplantar as atividades de defesa exercidas pelas fêmeas deste cassidíneo. EBERHARD (1975), relatou comportamento semelhante para os microhimenópteros *Trissolcus bōdkini* e *Phanuopsis semiflaviventris* (Hymenoptera: Scelionidae) que atacam o hemíptero subsocial *Antiteuchus tripterus*.

3.2.2- Predadores de larvas

A predação realizada a estágios larvais destes cassidíneos é exercida, principalmente, por insetos das ordens Hymenoptera e Hemiptera e, ainda, por uma espécie da ordem Lepidoptera e uma da ordem Orthoptera.

3.2.2.1- Formigas predadoras de larvas

Larvas de *O. tricolorata* em vários estádios foram objetos de ataque por estas predadoras. Só se conseguiu acompanhar a atuação de formigas do gênero *Iridomyrmex* sp à uma prole no 1º estágio larval sem a presença da fêmea.

Como as larvas estavam pouco agregadas foi possível contá-las. O conjunto era composto de 17 indivíduos. Uma hora e cinco minutos após a primeira ter sido detectada e carregada por uma das formigas, todas elas já tinham sido levadas para o formigueiro. Quando da realização do ataque havia somente uma formiga na folha, o que não permitiu saber se foram várias viagens de um único organismo ou se várias formigas atacaram o mesmo conjunto.

No período noturno não se observou nenhum ataque de formigas aos imaturos de *O. tricolorata*.



26



27



28



29

Figura 26- Fêmea de *Brachymeria* sp atacando conjunto de *O. tricolorata* que recém atingiu o estágio pupal. Serra do Japi - dezembro/89

Figura 27- Fêmea de *Brachymeria* sp atacando prole de *O. tricolorata* que recém atingiu o estágio pupal e sendo combatida pela fêmea guardiã. Serra do Japi - janeiro/90

Figura 28- Ninfa e adulto de hemípteros predadores sugando larva de *O. tricolorata*. O adulto pertence ao gênero *Stiretrus*. Serra do Japi - março/89

Figura 29- Hemíptero do gênero *Stiretrus* preparando-se para empalar larva de *O. tricolorata*. Serra do Japi - março/89

Entre as principais recompensas disponíveis aos animais que interagem, na maioria das vezes mutualisticamente, com os vegetais, encontra-se o néctar (CRUDEN, HERMANN & PETERSON, 1983; BAKER & BAKER, 1983; RICHARDS, 1986). Esta substância pode ser secretada por glândulas situadas na flor (nectários florais), normalmente fazendo parte das estruturas destinadas a atrair polinizadores e por glândulas localizadas em outras partes do vegetal como folhas, caules, pecíolos, etc. [(nectários extraflorais, BEATTIE (1985)]. O néctar secretado nestes locais destina-se a atrair animais que protejam a planta da ação indesejável de outros herbívoros, quase nunca são responsáveis pela atração de organismos polinizadores (ELIAS & GELBAND, 1975; ELIAS, 1983).

I. alba possui na região limite entre folha e pecíolo, um par de nectários extraflorais. Segundo a classificação de J. ZIMMERMANN (citado por ELIAS, 1983), que divide estas glândulas em seis tipos diferentes, os nectários presentes em *I. alba* podem ser incluídos na categoria dos achatados.

A presença de nectários extraflorais em um vegetal está intrinsecamente ligada à proteção proporcionada por formigas e outros himenópteros atraídos pelo néctar ali produzido (JANZEN 1966; BENTLEY, 1983; BEATTIE, 1985). Em *I. alba* observaram-se insetos de várias ordens diferentes freqüentando a região dos nectários extraflorais. Entre os himenópteros só formigas foram constatadas. Eram encontradas em folhas de qualquer idade, mesmo naquelas mais antigas que, inclusive, já apresentavam algum sinal de senescência. Além das espécies já mencionadas, ainda se observou a presença de exemplar não identificado, porém nunca se presenciou qualquer atividade destas formigas contra os imaturos de *O. tricolorata*, apenas houve um confronto com uma fêmea que, ainda no ramo, estava junto a adultos recém emergidos (Fig. 16).

Quanto ao caminho percorrido pelas formigas até chegarem às folhas e aos nectários extraflorais, observou-se que poucos minutos após terem sido retiradas (o intervalo mínimo foi, aproximadamente, 6 minutos e o máximo 33 minutos), já estavam novamente nas plantas, principalmente nos nectários extraflorais. Nenhuma subiu pelo ramo principal a partir do solo, mesmo em plantas que não se apoiavam em outras. Nestas, as formigas subiram diretamente pelas folhas. Nas que estavam sobre plantas suportes, as formigas passaram diretamente destas para a hospedeira dos cassidíneos. Reforçando esta constatação, várias vezes larvas de 4º estágio de *S. lineatocollis* foram observadas em repouso nos ramos principais de várias hospedeiras. À primeira vista estes conjuntos eram confundidos com larvas de *O. tricolorata* imbricadas. Só após exame mais acurado notava-se a diferença. Como estas regiões da planta são as preferidas por *O. tricolorata* para empupar e houve poucos ataques de formigas às proles imbricadas nestes locais, é de se supor que as larvas de *S. lineatocollis* também se utilizem deste comportamento para fugir ao ataque das predadoras.

3.2.2.2- Hemípteros predadores de larvas

Conjuntos de larvas de *O. tricolorata* foram atacados por adultos de *Stiretrus* sp (Hemiptera: Pentatomidae: Asopinae) (Fig. 28). Também observaram-se ataques realizados por ninfas, mas não foi possível constatar se pertencentes ao mesmo gênero. Houve ataques tanto durante o dia como no período noturno. A marcação de um adulto destes predadores permitiu constatar que permaneceu por vários dias nas imediações do local onde se encontrava a prole que lhe servia de presa. Nunca foram vistos atacando cassidíneos adultos.

O comportamento destes insetos para obterem suas presas é semelhante em ninfas e adultos. Este procedimento pôde ser observado em cinco oportunidades, três delas com o mesmo indivíduo e em prole anteriormente abandonada pela guardiã. Em uma das restantes havia uma ninfa e um adulto sugando a mesma larva (Fig. 28). A última predação observada foi realizada por uma ninfa sozinha. Nestas duas últimas a fêmea estava presente.

Para retirar sua presa do conjunto de larvas, o atacante aproxima-se andando pela folha e com o rostro distendido, paralelo ao plano do corpo (Fig. 29). Aparentemente não é notado pela guardiã, pois não houve qualquer reação desta, mesmo quando as larvas começaram a movimentar as furcas para cima e para baixo. Tal movimentação dificulta a atuação do predador que recua e avança até que consegue introduzir o aparelho bucal na lateral de uma das larvas. No ataque realizado pelo adulto, passaram-se 42 minutos, em 6 tentativas, até que conseguisse empalar a larva. Imediatamente esta torna-se flácida e não oferece qualquer resistência, sendo, então, facilmente separada das demais. Com a presa pendurada o atacante retira-se, podendo ir para outra folha ou permanecer na mesma, em um ponto distante daquele onde se localiza a prole. Nas três vezes acompanhadas em um único dia (visto pela primeira vez às 15 horas e acompanhado, em intervalos intermitentes, até às 6 horas do dia seguinte), permaneceu na mesma folha com uma das presas e retirou-se para folha adjacente com as duas outras. Demorou-se em torno de duas horas para sugar completamente uma larva. Largou a carcaça restante e logo dirigiu-se para o local onde estava a prole e retirou outra, que também foi consumida no mesmo intervalo de tempo. Este tempo depende do estágio em que se encontra a larva, uma vez que, em outra ocasião, quando atacou um conjunto em estágio mais novo demorou-se apenas 45 minutos para sugar toda a presa.

Todas as cinco larvas de *O. tricolorata* foram predadas enquanto o conjunto estava em repouso na folha.

As ninfas, apesar de serem duas vezes menores do que suas presas, carregavam-nas com a mesma desenvoltura com que o faziam os adultos, inclusive ficando penduradas na borda da folha com a presa suspensa no ar, segura apenas pelo aparelho bucal.

Segundo CLAUSEN (1940) e LIMA (1940), ao introduzirem o "rostrum" em suas presas hemípteros predadores injetam, também, saliva com enzimas paralisantes. Isto produz imediata paralisia na presa que não mais oferece resistência ao atacante, o que explicaria a facilidade com a qual retiram as presas empaladas do conjunto de larvas.

O ataque a larvas de *Acromis sparsa* realizado por *Stiretrus* sp segue padrão semelhante. Igualmente os predadores passam vários dias nas folhas onde se alimentam as presas (WINDSOR, 1987).

Em uma única ocasião observou-se ataque de uma ninfa de hemíptero, provavelmente da família Coriscidae, extremamente mimético a formigas do gênero *Camponotus* sp. As larvas da prole atacada estavam quase no final do 3º estágio e havia cinco dias que tinham sido abandonadas pela guardiã. O conjunto, ao ser abandonado, possuía em torno de 15 indivíduos e, quando se presenciou a atuação do predador já estava reduzido a três indivíduos. Todos os três foram predados por este atacante no intervalo de sete horas. Levado a laboratório morreu antes de tornar-se adulto, o que não permitiu identificação precisa. Como não se observaram novos ataques destes insetos a outros conjuntos, pode-se supor que se trate de um predador oportunista, que, aproveitando-se da ausência da mãe, atacou a presa então disponível.

3.2.2.3- Lepidópteros predadores de larvas e pupas

Larvas de lepidóptero do gênero *Eupoca* (Pyralidae: Glaphyriinae) (espécie nova para a ciência - Victor Becker, informação pessoal), atacam larvas e pupas de *O. tricolorata*. Podem ser encontradas agregadas a uma larva do hospedeiro desde os primeiros estádios de ambos (Fig. 30). As duas espécies desenvolvem-se concomitantemente, com a predadora sempre utilizando a larva do cassidíneo, como alimento, transporte e suporte. Nos primeiros estádios parecem não afetar a larva que a transporta, uma vez que esta movimenta-se com desenvoltura semelhante à das que não estão atacadas. Observaram-se, durante os dois ciclos, 15 conjuntos de pupas de cassidíneos sofrendo a atuação deste tipo de predadoras. Em seis destas ocasiões, todos no segundo ciclo acompanhado, a atuação destes inimigos naturais foi seguida desde quando estavam agregadas às larvas de segundo estágio. Não foi possível estabelecer como as mariposas encontram as presas. Quando o conjunto de larvas do coleóptero dirige-se para o local onde empupará, as predadoras estão com um tamanho equivalente à metade da larva presa. Embora fossem observados conjuntos de larvas com mais de uma predadora agregada (o número de larvas predadoras variou de 1 a 5 em um mesmo conjunto), nunca foi visto mais de uma por presa. Após os cassidíneos terem atingido o estágio pupal, a(s) larva(s) do lepidóptero tece(m) casulo(s) de modo a englobar várias pupas pela região final do abdome. Desta maneira os corpos das presas ficam sobre o casulo e livre como se estivesse normalmente fixado no substrato. À uma observação superficial a prole ali estabelecida não difere de outra sem a presença deste inimigo natural. A partir desta situação continua(m) a se alimentar, comendo as pupas. Atingem-nas penetrando através da extremidade do abdome fixada no casulo. Com exceção de dois conjuntos que se empuparam quando a fêmea já

não mais os guardava, todos os outros tiveram a proteção da guardiã mesmo quando não mais havia nem uma pupa que não estivesse englobada pela(s) predadora(s) (Fig. 31). Em outros três conjuntos a fêmea permaneceu alguns dias sobre a prole mesmo não havendo qualquer das pupas vivas. Em conjuntos que se empuparam a partir de meados de março as larvas predadoras transformaram-se em pupas mas permaneceram em seus casulos, com as carapaças das presas sobre eles. Emergiram somente a partir de meados de outubro, quando está se iniciando um novo ciclo de suas presas. Lepidópteros que atacaram os primeiros conjuntos em desenvolvimento no ambiente (a partir de meados de outubro), emergiram em torno da metade do mês de fevereiro, quando ainda existem conjuntos de cassidíneos presentes na natureza. O que permite supor que existam pelo menos duas gerações das mariposas a cada ciclo. Apenas uma única vez foi observada troca de presas por parte da predadora. Em 5 proles atacadas houve algumas pupas que não foram englobadas pelos casulos (sempre as que estavam posicionadas em extremidades dos conjuntos e não carregavam predadoras consigo) e evoluíram normalmente, havendo emergências de cassidíneos e/ou himenópteros parasitóides. Nunca se observou mais de uma larva por casulo e nem casulos interligados.

Segundo as características listadas por DOUTT (1959), para classificar espécies com hábitos parasitas, parasitóides ou predadores, esses lepidópteros apenas não atendem a uma delas, ou seja não se mantêm em um único hospedeiro, embora nada se conheça sobre os hábitos dos adultos. Apesar de atenderem a todas as outras distinções, preferiu-se identificá-los como predadores devido à característica de englobarem vários imaturos de *O. tricolorata*.

Os casulos das larvas predadoras são proteção eficiente contra a atuação de formigas que por acaso cheguem ao local onde estão agregadas. A abertura de três casulos existentes em uma prole e, conseqüente, exposição das larvas levou a completa predação destas em um período de 24 horas. Talvez esta predação tenha sido realizada por formigas que foram vistas no que restou do conjunto. Lepidópteros do gênero *Eublemma* (Noctuidae) comportam-se de igual maneira, sendo que os corpos das presas e o casulo tecido servem de escudo protetor contra formigas (CLAUSEN, 1940)

Segundo WINDSOR (1987), conjuntos de larvas de *A. sparsa* também são atacadas por larvas de lepidópteros piralídeos. Entretanto, o gênero por ele citado (*Schacodontia* sp), não existe (Victor Becker, comunicação pessoal).

Todos os inimigos naturais que conseguem vencer atuação da fêmea guardiã obtêm vantagem adicional que é a proteção dada pelo adulto, que defende o conjunto, já muitas vezes quase completamente tomado, como se a prole estivesse intacta.

Durante viagem realizada em março/88, pôde ser constatada a atuação da fêmea quando pupas estavam sendo comidas por larvas de mariposa. A pupa movimentava o corpo violentamente para baixo e para cima, fazendo com que a guardiã percorresse rapidamente várias vezes o conjunto já totalmente englobado pelas predadoras. Aparentemente procurava a causa de tal movimentação. Não foi possível saber se havia, além da movimentação, a emissão de alguma substância química que provocasse tal comportamento da guardiã. A abertura do casulo mostrou que a larva da mariposa estava dentro da carapaça da pupa, não restando mais nada desta. Provavelmente o movimento

detectado pela fêmea fosse provocado pela atuação da mariposa tentando atingir a região da cabeça da presa.

3.2.2.4- Ortópteros predadores de pupas

Esperanças do gênero *Conocephalus* sp (Conocephalidae), atacam *O. tricolorata*, alimentando-se de pupas (Fig. 32). Não se observaram estes organismos predando ovos, ou larvas. Nas duas oportunidades registradas sempre estavam se alimentando de pupas cujas guardiã haviam abandonado a prole. As duas predadoras eram fêmeas. Duas outras proles abandonadas apresentaram indícios de terem sido atacadas por estas esperanças.

As predadoras colocavam-se sobre o conjunto de presas e mastigavam ativamente uma pupa de cada vez. As outras presas movimentavam rapidamente o corpo para cima e para baixo, mas tal procedimento não modifica o comportamento da agressora. Os dois ataques presenciados ocorreram durante o dia.

3.3- Inimigo natural de adultos de *O. tricolorata*

Apenas se observou o ataque de *Arilus carinatus* (Reduviidae: Zelinae) a estes cassidíneos no estágio adulto. A predação é realizada tanto pelos adultos como pelas ninfas (Fig. 33).

Visualmente, a população destes inimigos naturais foi maior no segundo ciclo do que no primeiro, especialmente durante os meses de dezembro/89 e janeiro/90. Neste período foi encontrado o maior número de proles abandonadas, principalmente desovas. Talvez um dos motivos deste abandono tenha sido a predação por *A. carinatus*, pois ao passar mais ou menos 60 dias nas folhas da planta hospedeira, torna-se um recurso de fácil acesso para estes

hemípteros. Foram vistos predando, também, outros cassidíneos no estágio adulto que, igualmente, utilizam-se de *I. alba*. Nunca foram observados atacando larvas.

Tanto as ninfas como os adultos deslocam-se nas folhas com extrema lentidão até chegarem perto da presa. A observação do comportamento de *O. tricolorata* mostrou que a partir de um certo grau de intensidade dos estímulos captados, a fêmea, mesmo guardando prole, deixa-se cair ao solo (cap. 2). Portanto este lento caminhar pela planta deve permitir ao predador aproximar-se o mais possível sem ser notado e obter maior sucesso no seu ataque.



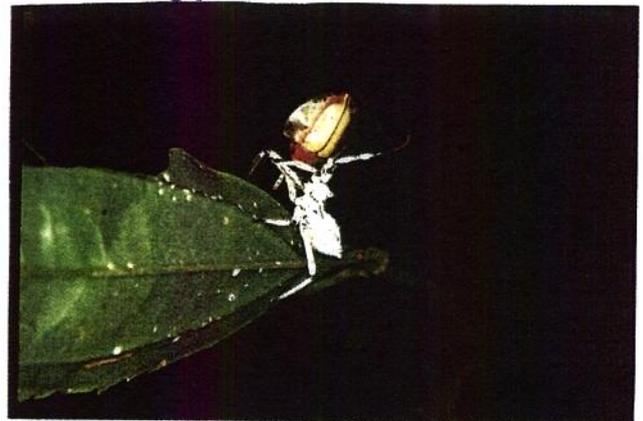
30



31



32



33

Figura 30- Conjunto de larvas de *O. tricolorata* com larva de mariposa predadora (de cor verde) agregada a uma delas. Serra do Japi - fevereiro/90.

Figura 31- Larva da mariposa predadora em pupas de *O. tricolorata*. O casulo foi destruído para expor a larva. Serra do Japi - março/90.

Figura 32- Ortóptero do gênero *Conocephalus* atacando conjunto de pupas de *O. tricolorata*. Serra do Japi - março/89.

Figura 33- Ninfa de *Arilus carinatus* predando adulto de *O. tricolorata*. Serra do Japi - janeiro/90.

3.4- Inimigos naturais de larvas e pupas de *Stolas lineatocollis*

Das outras espécies de cassidíneos cujos imaturos também estão presentes em *I. alba*, somente se observaram ataques, por parte de alguns dos mesmos inimigos naturais de *O. tricolorata*, a larvas e pupas de *S. lineatocollis*. Como as larvas deste cassidíneo têm comportamento muito semelhantes e exploram o mesmo recurso que *O. tricolorata*, algumas comparações podem ser feitas.

3.4.1- Hemípteros predadores

Presenciaram-se dois ataques a larvas de *S. lineatocollis* por parte de hemípteros do gênero *Stiretrus* sp. O comportamento do predador não difere do ataque feito a *O. tricolorata*. Uma delas foi atacada enquanto se deslocava pelo ramo. O predador acercou-se de uma larva, empalou-a e se retirou para outro ponto do ramo. Foi inicialmente seguido por algumas das larvas do conjunto, mas por apenas poucos centímetros, logo retomaram à direção inicial do deslocamento. Também constataram-se estes hemípteros nas mesmas folhas onde um conjunto de larvas estava em repouso em círculos. Embora não tenha sido marcado, supõe-se que seja o mesmo visto em duas datas diferentes (dois dias seguidos) na mesma planta junto ao mesmo conjunto, pois não tinha uma das patas anteriores. O encontro deste predador junto ao conjunto em ocasiões diferentes vem confirmar que permanecem explorando o recurso enquanto este está disponível.

3.4.2- Mariposas predadoras

Pupas de *S. lineatocollis* também são atacadas pelas mesmas mariposas que atacam *O. tricolorata* (Fig. 34). Porém, em nenhuma ocasião foram notadas agregadas a larvas. A predadora observada na figura acima não estava sobre a pupa atacada quando da primeira vez em que foi vista. Como as larvas de *S. lineatocollis* empupam solitariamente, conclui-se que a predadora não permanece agregada à uma só presa durante o seu ciclo. Após ter comido totalmente a pupa, a larva teceu um casulo mantendo sobre ele a carapaça do cassidíneo predado. Devido ao baixo número de imaturos de *S. lineatocollis* presentes na natureza e à característica de empuparem solitariamente e apenas em plantas suportes da hospedeira, não foi possível observar as predadoras em outras ocasiões, o que requeria maiores investimentos em tempos dispensados à procura e observações.



Figura 34- Pupa de *S. lineatocollis* atacada por larva de mariposa predadora. Serra do Japi - Abril/90.

Não se constataram ataques a larvas e pupas de *S. lineatocollis* por formigas e esperanças.

Talvez não tenha havido ataque por parte das formigas devido ao comportamento das larvas. Não contando com a proteção da fêmea, têm atitudes diferentes: mudam constantemente de folha. Enquanto as larvas de *O. tricolorata* somente mudam de folha quando não existe mais qualquer parte de onde retirar alimento, as daquele cassidíneo o fazem poucos minutos após o início da atividade alimentar. Migram para outra folha, comem um pouco e logo deslocam-se para folha próxima. Quando em repouso, porém, permanecem em círculos em um mesmo local por várias horas. Ao contrário das larvas de *O. tricolorata*, quando em repouso utilizam-se, na maioria das vezes a face adaxial da folha. Em repouso permanecem sempre com a furca com fezes e exúvias sobre o corpo.

Quanto a ataque por *Conocephalus* sp, talvez não tenha sido observado porque suas pupas não estejam em conjunto e sim solitárias, dificultando o encontro, seja por parte do predador, seja por parte do pesquisador.

IV- CONCLUSÕES

1- As várias espécies de insetos parasitóides que atacam a prole de *O. tricolorata*, apesar de completamente diversas e atuarem em estágios diferentes do hospedeiro, têm comportamentos de ataque extremamente semelhantes, mostrando uma evolução convergente.

2- Um mesmo hemíptero predador pode permanecer vários dias junto a um conjunto de larvas de *O. tricolorata* e/ou de *S. lineatocollis*, diminuindo o gasto de energia na obtenção do alimento.

3- A constante permanência da fêmea de *O. tricolorata* sobre sua prole oferece proteção eficiente contra ataques de formigas predadoras, mas de resultados precários contra outros predadores e parasitóides que desenvolveram características que permitem enganar a guardiã.

4- Mesmo estando em cópula a fêmea não modifica seu comportamento de proteção à prole sob seus cuidados, combate os inimigos naturais que se aproximem carregando o macho às costas.

5- O orifício feito pelos himenópteros parasitóides de larvas e pupas para saírem da carapaça do hospedeiro são indicação segura do número de parasitóides que emergiu de um conjunto, uma vez que somente um se desenvolve por hospedeiro.

6- A contagem das larvas mortas que estão em um conjunto imbricado no ramo e apresentam um orifício de saída de larvas de dípteros parasitóides não oferece segurança quanto ao número de organismos atacados, pois algumas não permanecem aderidas junto ao conjunto e caem ao solo.

Capítulo IV

Cicloalexia em larvas de *Omaspides tricolorata* (Boheman, 1854) e *Stollas lineatocollis* (Boheman, 1850), na Serra do Japi - Jundiaí-SP.

I- INTRODUÇÃO

1.1- Cicloalexia

O termo cicloalexia foi recentemente proposto por VASCONCELLOS-NETO & JOLIVET (1988), para denominar estratégias de defesa onde insetos em estágios larvais se posicionam em círculos com as cabeças ou as porções finais do abdome situando-se na periferia. Por vezes existem dois ou três círculos concêntricos. Movimentos coordenados são realizados pelos insetos assim posicionados, normalmente levantando e abaixando o abdome, tendo como resultado maior sobrevivência do conjunto (JOLIVET et al., 1990). Vários insetos (JOLIVET et al., 1990) e, em especial, besouros crisomelídeos (VASCONCELLOS-NETO & JOLIVET, 1989; 1994) exibem este mecanismo de defesa em seus estágios larvais. Na extensa literatura existente sobre padrões de comportamento de insetos, encontram-se vários exemplos que demonstram, tanto na teoria como na prática, a importância da agregação para a sobrevivência do grupo como um todo (e.g. HASSEL, 1978; TURCHIN & KAREIVA, 1988; TURCHIN, 1989). Há outros estudos relatando o posicionamento em círculos dos organismos agregados, principalmente, quando em repouso (e.g. LIMA, 1955; DIAS, 1975; 1976; EBERHARD, 1975; EVANS & ROOT, 1980), porém, nenhum deles discute este padrão comportamental como um fator que possibilite maior sobrevivência do conjunto.

1.2- Objetivos

Na presente pesquisa estudou-se este fenômeno procurando interpretar como a cicloalexia influi na sobrevivência de *O. tricolorata* e *S. lineatocollis*.

II- MATERIAL E MÉTODOS

2.1- Metodologia em campo

A pesquisa realizou-se totalmente no campo. Observaram-se conjuntos de larvas de *O. tricolorata* e *S. lineatocollis* em folhas da sua planta hospedeira, *Ipomoea alba* (Convolvulaceae), presentes na Serra do Japi, Jundiaí-SP. Fizeram-se os estudos durante os períodos compreendidos entre outubro/88 a abril/89 e outubro/89 a abril/90. Realizaram-se tanto observações diurnas como noturnas.

Pintaram-se as fezes e exúvias agregadas à furca com tinta acrílica de cor azul para verificar se as larvas que se colocam na periferia do conjunto são sempre as mesmas ou se se alternam nesta posição.

Realizavam-se as observações uma vez por semana, quando os conjuntos eram observados durante o repouso e a movimentação em intervalos de tempo que variava de três a cinco horas.

III- RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1- Cicloalexia em *Omaspides tricolorata*

As larvas deste cassidíneo, quando em repouso, posicionam-se em círculos com a parte final do abdome voltada para a periferia (Fig. 36). Quando não atacado por parasitóide de ovos, cada prole deste crisomelídeo é composta, por $55, \pm 12,2$ indivíduos. Esta grande quantidade de larvas obriga estes imaturos a posicionarem-se em dois, três e, às vezes, quatro círculos concêntricos. Larvas de estádios mais avançados organizam-se em maior de círculos. Têm este comportamento durante todos os estádios larvais.

Como apresentam cuidado parental durante todo o período de desenvolvimento dos imaturos, é extremamente comum observar-se a fêmea sobre as larvas e estas com o abdome levantado (Fig. 36). Nesta posição formam uma verdadeira paliçada, contando, ainda, com a proteção oferecida pelas fezes e exúvias, as quais ficam posicionadas sobre o abdome. Nas 402 vezes em que foram observadas em repouso estavam em círculos em 358 delas e, em 219 destas, as fêmeas posicionavam-se sobre o conjunto (Fig. 35).

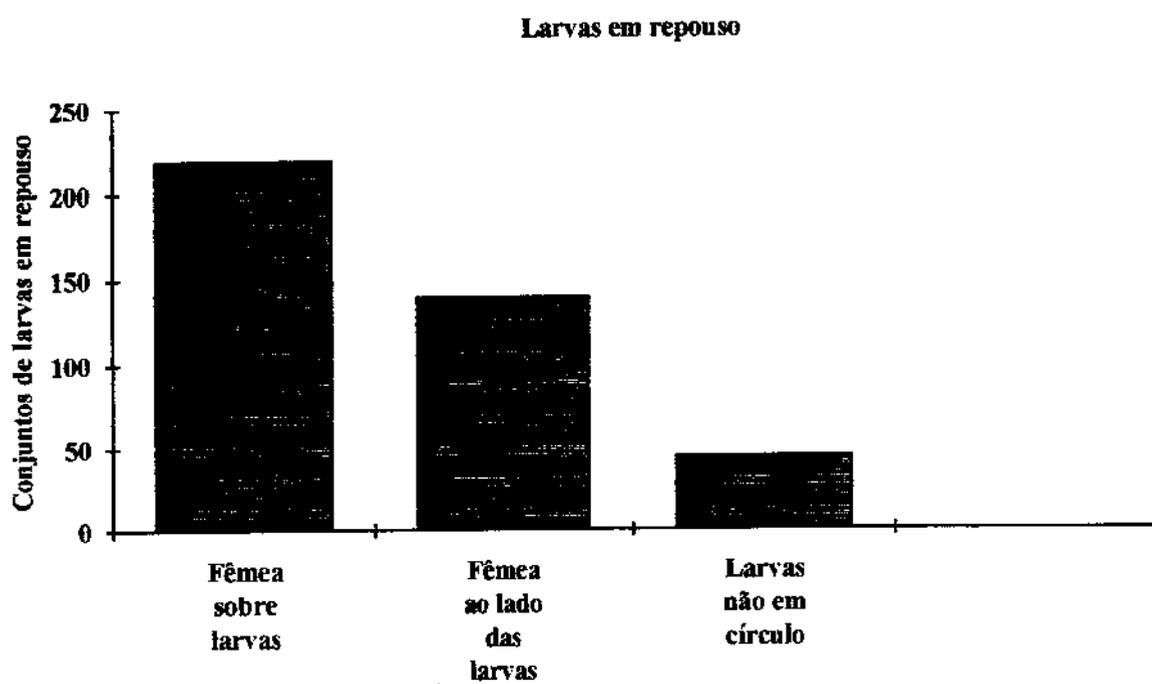


Figura 35- Posição da fêmea de *O. tricolorata* em relação aos conjuntos de larvas encontrados em repouso.



Figura 36- Larvas de *O. tricolorata* em repouso, com os abdômes levantados e fêmea sobre elas. Serra do Japi - março/90.

3.2- Cicloalexia em *Stolas lineatocollis*

Embora o comportamento dos adultos desta espécie, em relação aos cuidados dispensados à prole, seja diferente do apresentado por *O. tricolorata*, o comportamento das larvas das duas espécies é extremamente semelhante. Conjuntos destas larvas posicionam-se igualmente em círculos concêntricos, quando em repouso. Também posicionam sobre o abdome fezes e exúvias agregadas às furcas.

Em uma única oportunidade pôde ser acompanhado o ataque de uma formiga rainha do gênero *Procryptocerus* sp a estas larvas. A formiga prende suas mandíbulas na região logo abaixo da cabeça e procura arrastá-la para fora do conjunto posicionado em círculos (Fig. 37). A larva, por sua vez, movimenta-se sempre em direção ao círculo. Com este comportamento consegue levar a atacante para junto das outras. Estas, repetidamente, levantam e abaixam a furca em movimentos rápidos. Nesta atitude batem com as fezes e exúvias na formiga predadora. Embora a presa também movimente sua furca com os excrementos, não consegue atingir a atacante. Por vezes a larva é arrastada através da folha para distâncias em torno de 5,0 cm do grupo, mas retorna ao conjunto. Como não consegue se libertar da atacante, puxa-a e vira seu corpo de modo a deixá-la em contato com as outras larvas. Em nenhum momento larvas separaram-se do grupo e movimentaram-se em direção à que estava sofrendo o ataque (Fig. 38). Este comportamento foi acompanhado por cerca de 45 minutos. Após este tempo predador e presa foram retirados e levados a laboratório, para identificação da atacante. Durante todo o tempo observado o comportamento não se alterou.



Figura 37- Formiga do gênero *Proccryptocerus* atacando larvas de *S. lineatocollis*. Serra do Japi - março/90

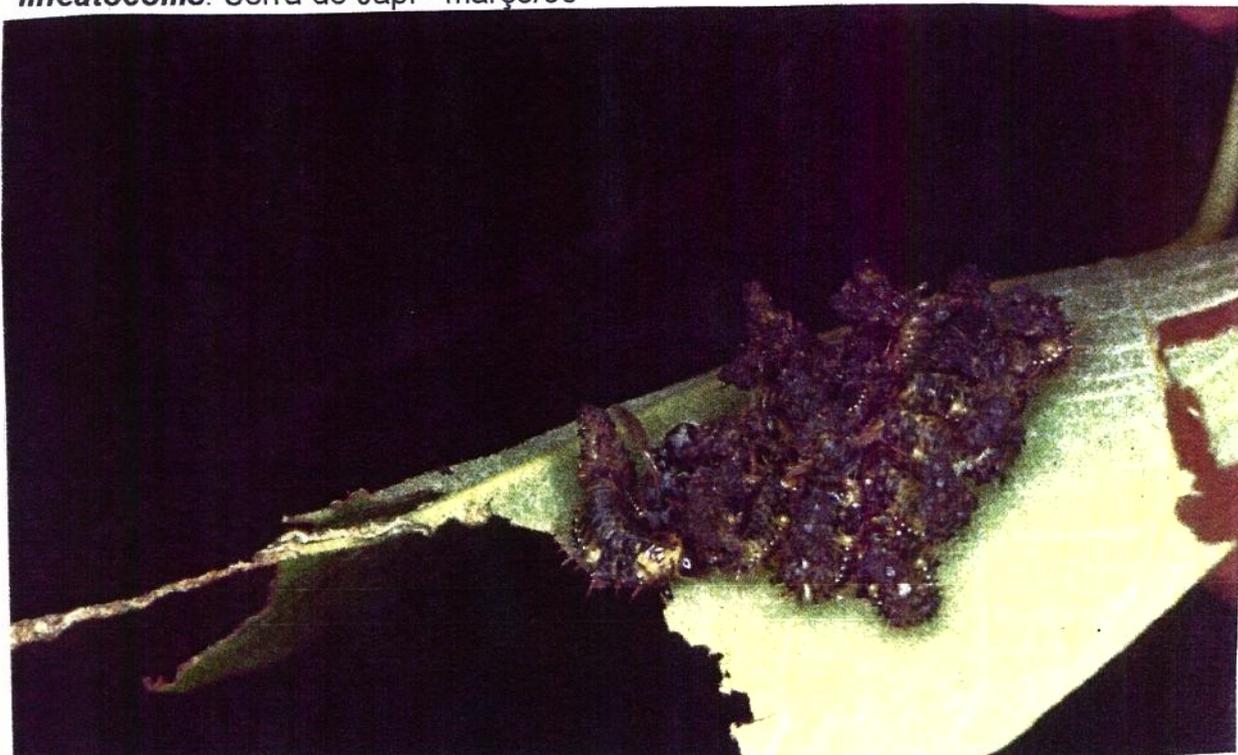


Figura 38- Larva de *S. lineatocollis* atacada por formiga *Proccryptocerus* sp. Procura sempre levar a atacante para junto do conjunto e as outras batem com o abdome na agressora. Serra do Japi - março/90

Quando nos estágios imaturos a espécie *O. tricolorata*, tem na atuação da mãe sua principal forma de defesa. Porém, além de contarem com a proteção da guardiã, as larvas possuem outras formas de se livrarem dos inimigos naturais: conservam as fezes e exúvias de estádios anteriores agregadas à furca; movem estas estruturas de modo a golpear os inimigos naturais; posicionam-se em círculos (cicloalexia). O comportamento das larvas de *S. lineatocollis* é extremamente semelhante ao das de *O. tricolorata* quanto a reterem e movimentarem as fezes e exúvias e posicionarem-se em círculos. Apenas diferem por não contarem com o cuidado maternal, apesar de estarem sujeitas às mesmas pressões ambientais, uma vez que exploram os mesmos recursos.

IV- CONCLUSÕES

1- As larvas de *O. tricolorata* e *S. lineatocollis* em qualquer estágio, quando em repouso, posicionam-se em círculos com as furcas voltadas para a periferia do anel formado. Esta disposição permite maior proteção contra ataques de predadores, especialmente formigas

2- O posicionamento em círculos com os abdômes levantados, permite às larvas destas duas espécies formar um verdadeira paliçada, interpondo entre o seu corpo e o predador o bolo de fezes acumulado na furca.

3- A fêmea de *O. tricolorata* ao permanecer em repouso sobre a prole usufrui da proteção dada pelo posicionamento das larvas.

4- Observa-se cicloalexia tanto em insetos subsociais quanto naqueles em que não há tal comportamento.

BIBLIOGRAFIA

- ABBAS, I., NAKAMURA, K. & HASYIM, A. 1985. Survivorship and fertility schedules of a Sumatran epilachnine "species" feeding on *Solanum torvum* under laboratory conditions (Coleoptera: Coccinellidae). **Appl. Ent. Zool.**, 20: 50/5.
- AB'SABER, A.N. 1992. A Serra do Japi, sua origem geomorfológica e a teoria dos refúgios. *In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil* (Morellato, L.P.C. org.). Ed. da Unicamp. Campinas 321 pp.
- ALCOCK, J. 1989. **Animal behavior**. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 596 pp.
- van ALPHEN, J. J. M. & VET, L. E. M. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection. *In Insect parasitoids*. Ed. Waage, J. & Greathead, D., Academic Press. London. 389 pp.
- ANDREWARTHA, H. G. & BIRCH, L. C. 1961. **The distribution and abundance of animals**. University of Chicago Press. Chicago. 789 pp
- ARTHUR, A. P. 1981. Host acceptance by parasitoids. *In Semiochemicals-their role in pest control*. Eds. Nordlund, D. A., Jones, R. & Lewis, W.J., John Wiley & Sons. New York. 306 pp
- ASKEW, R. R. 1971. **Parasitic insects**. Heinemann Educational Books, London. 1ª Edição. 315 pp.

- ATKINS, M. D. 1980. **Introduction to insect behavior**. Mcmillan Publishing Co. London. Inc. 237 pp.
- BAKER, H.G. & BAKER, I. 1983. A brief historical review of the chemistry of floral nectar. *In* **The biology of nectaries**. Eds. Bentley, B. & Elias, T. Columbia University Press. New York. 259 pp.
- BARROWS, E. M. 1979. Life cycles, mating and colour change in tortoise beetle (Col:Chrys:Cass). **The coleopts. Bull.**, 33(1): 9/16.
- BEATTIE, A. J. 1985. **The evolutionary Ecology of ant-plant mutualisms**. Cambridge University Press. Cambridge. 182 pp.
- BECK, S.D. & REESE, J.C. 1976. Insect-plant interactions: nutrition and metabolism. **Rec. Adv. Phytochem.** 10.
- BECKER, M. & FRIEIRO-COSTA, F.A. 1987. An analysis of the fate of eggs of *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) in relation to the position in the ootheca. **Revta. Bras. Zool.**, 4(3): 195/205.
- BECKER, M. & FRIEIRO-COSTA, F.A. 1988. Natality and mortality in the egg stage in *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae), a monophagous cassidine beetle of an early successional solanaceae. **Rev. Brasil. Biol.**, 48(3): 467/75
- BELL, G. 1976. On breeding more once. **American naturalist**, 110: 57/77.
- BENTLEY, B.L. 1983. Nectaries in agriculture, with an emphasis on the tropics. *In* **The biology of nectaries**. Eds. Bentley, B. L. & Elias, T. Columbia University Press. New York. 259 pp.

- BEQUAERT, J. 1935. Presocial behavior among the hemiptera. **Bull. Brooklyn Entomol. Soc.**, **30**(5): 177/91.
- BLACKWELDER, R. E. 1946. Checklist of the Coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. **Bull. U.S. Nat. Mus.**, Washington, D. C., 185, (4): 733/57.
- BLANCO, H.G. 1978. Catálogo das espécies de mato infestantes de áreas cultivadas no Brasil - Família das Campainhas (Convolvulaceae). **O Biológico**, **64**: 259/78.
- BLEST, A.D. 1963. Longevity, palatability and natural selection in five species of New World moths. **Nature**, **197**: 1183/86.
- BOHEMAN, C. H. 1854. **Monographia cassidarum**. Holmiae, 2: 543 pp.
- BONDAR, G. 1922. A cultura e as pragas do cacoeiro no Estado da Bahia-Brasil-. **Publ. Secr. Agric.Viaç. Ind. e Obras Publ. do Estado da Bahia**, Imprensa Oficial do Estado, 38 pp.
- BONDAR, G. 1925. **O Cacao - Parte II - Moléstias e inimigos do Cacoeiro no Estado da Bahia - Brasil.**, Imprensa Oficial do Estado da Bahia, 126 pp.
- BONDAR, G. 1930. Insetos daninhos e moléstias da Batata Doce no Brasil. **O Campo**, **1**(11): 33/6.
- BOORMAN, S. A. & LEVITT, P. R. 1980. **The genetics of altruism**. Academic Press. New York. 459 pp.

- BOUCEK, Z. 1977. Descriptions of two new species of Neotropical Eulophidae (Hymenoptera) of economic interest, with taxonomic notes on related species and genera. **Bull. Ent. Res.**, **64**: 1/15.
- BRAGA, R. 1960. **Plantas do Nordeste, especialmente do Ceará**. 2ª Edição. São Paulo, Imprensa Oficial. 540 pp.
- BROCKMANN, H. J. 1984. The evolution of social behaviour in insects. *In* **Behavioural Ecology - an evolutionary approach**. 2ª Edição. Ed. J. R. Krebs & N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 493 pp.
- BROWER, J. E. & ZAR, J. H. 1984. **Field & laboratory methods for general ecology**. 2ª Ed. Wm. C. Brown Publisher. Iowa. 226 pp.
- BROWN, J. L. 1966. Types of group selection. **Nature**, **211**: 870.
- BROWN, J. L. 1975. **The evolution of behavior**. W. W. Norton & Company., Inc. New York. 761 pp.
- BROWN-Jr., K. 1992. Borboletas da Serra do Japi: diversidade, habitats, recursos alimentares e variação temporal. *In* **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. (Morellato, L.P.C. org.). Ed. Unicamp. Campinas. 321 pp.
- BRUSCA, R. C. & BRUSCA, G. J. 1990. **Invertebrates**. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 922 pp.
- BUZZI, Z. J. 1975a. Redescrição e bionomia de *Anacassis cribum* (Klug, 1829) (Col. Chrys.). **Acta Biol. Par. Curitiba**, **4** (1-2): 59/89.

- BUZZI, Z.J. 1975b. Contribuição ao conhecimento de *Anacassis fuscata* (Klug, 1829) (Col. Chrys.). **Rev. Bras. Biol.**, **35** (4): 767/74.
- BUZZI, Z. J. 1976a. Contribuição ao conhecimento de *Zatrephina meticulosa* Spaeth, 1909 (Col. Chrys.). **Rev. Bras. Biol.**, **36** (2): 381/85.
- BUZZI, Z.J. 1976b. Uma nova espécie de *Anacassis* do Sul do Brasil (Col. Chrys.). **Dusenía**, **9** (3): 107/11.
- BUZZI, Z. J. 1977. Nota sobre a ontogenia de *Botanochara impressa* (Panzer, 1798) (Col. Chrys. Cass.). **Dusenía**, **12** (2): 63/7.
- BUZZI, Z. J. 1979. **Contribuição à classificação dos Cassidinae do novo mundo a nível de tribo (Coleoptera - Chrysomelidae)**. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Paraná. 154 pp.
- BUZZI, Z. J. & GARCIA, C. 1983. Immature stages and life cycle of *Anacassis languida* (Boheman, 1854) (Col. Chrys. Cass.). **Col. Bull.**, **37** (2): 193/98.
- BUZZI, Z. J. 1988. Biology of neotropical cassidinae. *In* **Biology of chrysomelidae**. Eds.: P. Jolivet, E. Petitpierre & T. H. Hsiao. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 615 pp.
- CALOW, P. 1984. Economics of ontogeny-adaptational aspects. *In* **Evolutionary Ecology**. Ed. B. Shorrocks. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 418 pp.
- CALOW, P. & TOWNSEND, C. R. 1981. Energetics, Ecology and Evolution. *In* **Physiological Ecology: An Evolutionary approach to resource use**. Eds. C. R. Townsend & P. Calow. Blackwell Scientific Publications. Oxford, 393 pp.

- CALTAGIRONE, L. E. 1984. Adaptations of insects to modes of life. *In* **Ecological Entomology**. Ed. C. B. Huffaker & R. L. Rabb. John Wiley & Sons. New York. 844 pp.
- CARDÉ, R. T. & BAKER, T. C. 1984. Sexual communication with pheromones. *In* **Chemical Ecology of insects**. Eds. Bell, W. J. & Cardé. R. T. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 524 pp.
- CARROL, C. R. 1977. Besouros, Parasitóides e *Ipomoea* (Convolvulaceae): um estudo sobre discriminação de hospedeiro. **Acta Amazônica**, 7(1): 15/22.
- CARROL, C.R. 1978. Beetles, parasitoids and tropical morning glories: a study in host discrimination. **Ecol. Ent.**, 3: 78/86.
- CATES, R. G. 1987. Influence of biological rhythms, tissue development, and physiological state of plants and insects on their interactions. *In* **Insects-Plants**. Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships (Pau, 1986). Ed. V. Labeyrie, G. Fabres & D. Lachaise. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. 459 pp.
- CHAPMAN, R.F. 1969. **The insects - structure and function**. London, Hodder and Stoughton Ltd. 819 pp.
- CLAUSEN, C. P. 1940. **Entomophagous insects**. McGraw-Hill Book Company, Inc. New York, 1ª Edição. 688 pp.
- CLUTTON-BROCK, T. H. 1991. **The evolution of parental care**. Princeton University Press. Princeton. 352 pp.
- COCKBURN, A. 1991. **An introduction to evolutionary Ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 370 pp.

- CROWSON, R. A. 1981. **The biology of the coleoptera**. Academic Press. London. 802 pp.
- CRUDEN, R.W.; HERMANN, S. M. & PETERSON, S. 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. *In The biology of nectaries*. Eds. Bentley, B. L. & Elias, T. Columbia University Press. New York, 259 pp.
- DEAG, J. M. 1981. **O comportamento social dos animais**. Editora Pedagógica e Universitária Ltda. e Editora da Universidade de São Paulo. São Paulo. 116 pp
- DELINGER, D. L. 1986. Dormancy in tropical insects. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, 31: 239/64.
- DEMPSTER, J. P. 1975. **Animal population ecology**. Academic Press. London. 155 pp.
- DENNO, R. F. & DINGLE, H. 1981. Considerations for the development of a more general life history theory. *In Insect life history patterns: habitat and geographic variation*. Denno, R. F. & Dingle, H. (Eds.). Spring-Verlag, New York ,225 pp.
- De SANTIS, L. 1979. **Catalogo de los himenopteros calcidoideos de America al sur de los Estados Unidos**. Publicación especial. La Plata, Argentina. 488 pp.
- De SANTIS, L. 1980. **Catalogo de los himenopteros brasileños de la serie parasítica, incluyendo Bethyloidea**. Ed. da Universidade Federal do Paraná. Curitiba, 395 pp.

- De SANTIS, L. 1983. Las especies argentinas, uruguayas y brasileñas del género *Emersonella* Girault, 1916 (Insecta, Hymenoptera, Eulophidae). **An. Soc. Ent. Brasil.**, **12** (2): 249/59.
- DIAS, B.F.S. 1975. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. I. *Themos offersii* (Klug) (Hymenoptera, Argidae). **Studia Ent.**, **18** (1-4): 401/32.
- DIAS, B.F.S. 1976. Comportamento pré-social de sínfitas do Brasil Central. II. *Dielocerus diasi* Smith, 1975 (Himenoptera, Argidae) **Studia Ent.** **19** (1-4): 461/501.
- DOUTT, R. L. 1959. The biology of parasitic hymenoptera. **Ann. Rev. Entomol.**, **4**: 161/82.
- EBERHARD, W.G. 1975. The ecology and behavior of a subsocial pentatomid bug and two scelionid wasps: strategie and counterstrategy in a host and its parasites. **Smithson. Contrib. Zool.**, **205**: 1/39.
- EBERHARD, W. G. 1986. Possible mutualism between females of the subsocial membracid *Polyglypta dispar* (Homoptera). **Behav. Ecol. Sociobiol.**, **19**: 447/53.
- EICKWORT, G.C. 1981. Presocial insects. *In* **Social Insects**. vol.II. Ed. Henry R. Hermann. Academic Press. New York. 459 pp.
- EISNER, T. & KAFATOS, F. C.1962. Defense mechanisms of arthropods. X. A pheromone promoting aggregation in an aposematic distasteful insect. **Psyche**, **69**: 53/61.

- EISNER, T.; VAN TASSEL, E. & CARROL, J.E. 1967. Defensive use of a fecal shield by a beetle larva. **Science**, **158**: 1471/73.
- ELIAS, T. & GELBAND, H. 1975. Nectar: its production and functions in trumpet creeper. **Science**, **189**: 289/291.
- ELIAS, T.S. 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In* **The biology of nectaries**. Eds. Bentley, B. L. & Elias, T., Columbia University Press. New York 259 pp.
- van EMDEN, H. F. & WAY, M. J. 1972. Host plants in the population dynamics of insets. *In* **Insect/plant relationship**. Ed. H. F. van Emden. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 213 pp.
- EVANS, E. W. & ROOT, R. B. 1980. Group molting and other lifeways of a solitary hunter, *Apateticus bracteatus* (Hemiptera: Pentatomidae). **Ann. Entomol. Soc. Amer.**, **73**: 270/4.
- EVANS, H. E. 1958. The evolution of social life in wasps. **Proc. Tenth. Intern. Congress Entomol., Montreal, 1956.**, **2**: 449/57.
- FALCÃO, J. I. A. 1966. Convolvulaceae do Estado da Guanabara. **Rodriguésia**, **25** (37): 141/61.
- FALCÃO, J. I. A. 1977. Contribuição ao estudo das convolvuláceas da Bahia. **Rodriguésia**, **29** (42): 41/101.
- FEENY, P. 1970. Seasonal changes in oak leaf tannins and nutrient as a cause of spring feeding by winter moth caterpillars. **Ecology**, **51**: 565/81.

- FLANDERS, S. E. 1973. Particularities of diverse egg deposition phenomena characterizing carnivoroid Hymenoptera (with morphological and physiological correlations). **Can. Entomol.**, **105**: 1175/87.
- FREIRE, A. J. P. 1982. **Flutuação na abundância e distribuição espacial de *Gratiana spadicea* (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam (Solanaceae).** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 154 pp.
- FRERS, A.G. 1922. Metamorfosis de coleópteros argentinos. **Physis**, **5** 245/62.
- FRERS, A.G. 1925. Metamorfosis de coleópteros argentinos. **Physis**, **8**: 82/92.
- FRIEIRO-COSTA, A.F. 1984. **Natalidade e mortalidade no estágio de ovo em uma população natural de *Gratiana spadicea* (Klug, 1829) (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) em *Solanum sisymbriifolium* Lam (Solanaceae).** Dissertação de Mestrado, Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Porto Alegre, 116 pp.
- GARCIA, M. A. & PALEARI, L. M. 1990. Marking cassidinae (Coleoptera: Chrysomelidae) larvae in the field for population dynamics studies. **Ent. News**, **101**(4): 216/18.
- GARCIA, M. A. & PALEARI, L. M. 1993. Ciclo de vida e potencial de crescimento populacional de *Charidotis punctatostrigata* (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) em laboratório. **Revta. bras. Ent.**, **37**(2): 329/34.
- GAUTIER, J. Y.; DELEPORTE, P. & RIVAUULT, C. 1988. Relationships between ecology and social behavior in cockroaches. *In* **The Ecology of social behavior**. Ed. C. N. Slobodchikoff. Academic Press Inc. San Diego, 429 pp.

- GOIDANICH, A. 1956. Gregarismi od individualismi larvali e cure materne nei crisomelidi. **Mem. Soc. Ent. Ital.**, **35**: 151/82.
- GRESSIT, J.L. 1952. The tortoise beetles of China (Chrysomelidae: Cassidinae). **Proc. Calif. Acad. Sci.**, **27**(17): 433/592.
- HABIB, M. E. M. & VASCONCELLOS-NETO, J. 1979. Biological studies on *Botanochara impressa* Panzer, 1798 (Coleoptera: Chrysomelidae). **Rev. Biol. Trop.**, **27** (1): 103/10.
- HAMILTON, W. D. 1964. The genetical evolution of social behaviour. I and II. **J. Theor. Biol.**, **7**: 1/52.
- HASSEL, M.P. 1978. **The dynamics of arthropod predator-prey systems.** Princeton University Press. Princeton, 237 pp.
- HINTON, H. E. 1944. Some general remarks on sub-social beetles, with notes on the biology of the staphylinid, *Platystethus arenarius* (Fourcroy). **Proc. R. Ent. Soc. Lond. (A)**, **19** (10-12): 115/130.
- HINTON, H.E. 1977. Subsocial behaviour and biology of some mexican membracid bugs. **Ecol. Ent.**, **2**: 61/79.
- HINTON, H.E. 1981. **Biology of insects eggs.** Pergamon Press Oxford. 1.125 pp.
- HOUGH, J. A. & PIMENTEL, D. 1978. Influence of host foliage on development, survival, and fecundity of the gipsy moth. **Env. Entomol.** **7**: 97/102.
- JANZEN, D.H. 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. **Evolution**, **20**: 249/75.

- JOLIVET, P. 1988. Les soins parentaux chez les Chrysomélides (Col.).
Entomologiste, (Paris), 44(2): 93/101.
- JOLIVET, P.; VASCONCELLOS-NETO, J. & WEINSTEIN, P. 1990.
Cycloalexy: A new concept in the larval defense of insects. **Insecta Mundi,**
4 (1-4): 133/42.
- JOLY, C. A. 1992. A preservação da Serra do Japi. *In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil.* (Morellato, L.P.C. org.). Ed. Unicamp. Campinas. 321 pp.
- KOSIOR, A. 1975. Biology, ecology and economic importance of Cassids (Coleoptera: Chrysomelidae: Cassidinae) of the Ojców National Park. **Acta Zool. Cracow, 20 (9): 251/92.**
- KREBS, C. J. 1985. **Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance.** 2ª edição. Harper & Row Publishers. New York. 800 pp.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1978. Introduction: ecology, natural selection and social behaviour. *In Behavioural Ecology - an evolutionary approach.* 1ª Edição. Ed. J.R. Krebs & N.B. Davies Blackwell Scientific Publications. Oxford. 494 pp.
- KREBS, J. R. & DAVIES, N. B. 1987. **An introduction to behavioural Ecology.** 2ª Edição. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 389 pp.
- KROMBEIN, K. V.; HURD, Jr, P. D.; SMITH, D. R.; BURKS, B. D. 1979. **Catalogue of Hymenoptera in America North of Mexico.** Smithsonian Institution Press, Washington D. C.

- LEITÃO-FILHO, H.F. 1992. A flora arbórea da Serra do Japi. *In* **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. (Morellato, L.P.C. org.). Ed. Unicamp. Campinas. 321 pp.
- LIMA, A. C. 1914. On the Cassidid *Omoplatá pallidipenis* (Dejean). **Mem. Inst. Oswaldo Cruz**, 6 (2): 221/8.
- LIMA, A. C. 1939. **Insetos do Brasil**. 1º tomo, Escola Nacional de Agronomia. Série didática nº 2. Rio de Janeiro.
- LIMA, A. C. 1940. **Insetos do Brasil**. 2º tomo, Cap. XXII, Hemípteros. Escola Nacional de Agronomia. Série didática nº 3. Rio de Janeiro. 351 pp.
- LIMA, A. C. 1949. **Insetos do Brasil**. 6º tomo, Cap. XXVII, Lepidópteros, 2ª Parte. Escola Nacional de Agronomia. Série didática nº 8. Rio de Janeiro. 420 pp.
- LIMA, A. C. 1955. **Insetos do Brasil**. 9º tomo, Cap. XXIX, Coleópteros, 3ª parte. Escola Nacional de Agronomia. Série didática nº 11. Rio de Janeiro. 622 pp.
- LIMA, A. C. 1962. **Insetos do Brasil**. 12º Tomo, Cap. XXX, Himenópteros, 2ª parte. Escola Nacional de Agronomia; Série Didática nº 14. Rio de Janeiro. 393 pp.
- LLOYD, J.E. 1980. Insect behavioral ecology: coming of age in bionomics or compleat biologists have revolutions too. **Florida Entomologist**, 63: 1/4.
- LONG, D. B. 1955. Observations on sub-social behaviour in two species of lepidopterous larva, *Pieris brassicae* L. and *Plusia gamma* L. **Trans. R. Ent. Soc. Lond.** ,106 (11): 421/37.

- LOUNIBOS, L.P. & MACHADO-ALLISON, C.E. 1983. Oviposition and egg brooding by the mosquito *Trichoprosopon digitatum* in cacao husk. **Ecol. Entomol.**, **8**: 475/78.
- LOUNIBOS, L.P. & MACHADO-ALLISON, C.E. 1986. Mosquito maternity. Egg brooding in the life cycle of *Trychoprosopon digitatum*. In **The evolution of insect life cycles**. Eds. Taylor, F. & Karban, R. Springer-Verlag. New York 287 pp.
- LOUNIBOS, L.P. & MACHADO-ALLISON, C.E. 1987. Female brooding protects mosquito eggs from rainfall. **Biotropica**, **19**(1): 83/5.
- MACARTHUR, R. H. & WILSON, E. O. 1967. **The theory of island biogeography**. Princenton University Press. Princenton. N. Jersey. 203 pp.
- MATTHEWS, R.W. & MATTHEWS, J.R. 1978. **Insect behavior**. John Wiley & Sons. New York, 507 pp.
- MATTSON, W.J. 1980. Herbivory in relation to plant nitrogen content. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **11**: 119/61.
- MAW, M. G. 1976. Biology of the tortoise beetle, *Cassida hemisphaerica* (Coleoptera: Chrysomelidae) a possible biological control agent for bladder campion, *Silene cucubalus* (Cariophilaceae) in Canada. **Can. Entomol.**, **108** (9): 945/54.
- MAYNARD SMITH, J. 1964. Group selection and kin selection. **Nature**, **201**: 1145/7.

- MAYNARD SMITH, J. 1982. The evolution of social behaviour - a classification of models. *In* **Natural selection and sociobiology**. Ed. R. W. Wrangham. Ed. King's College Sociobiology Group. Cambridge. Cambridge University Press. Cambridge. 394 pp.
- McEVOY, P. B. 1979. Advantages and disadvantages to group living in treehoppers (Homoptera: Membracidae). **Misc. Publ. Ent. Soc. Am.**, **11**: 1/13.
- MICHENER, C. D. 1953. Problems in the development of social behavior and communication among insects. **Trans. Kansas Acad. Sci.** **56**(1): 1/15.
- MICHENER, C. D. 1969. Comparative social behavior of bees. **Ann. Rev. Entomol.** **14**: 299/342.
- MICHENER, C. D. 1985. From solitary to eusocial: need there be a series of intervening species? *In* **Experimental behavioral Ecology and sociobiology**. Eds. Bert Hölldobler & Martin Lindauer. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 488 pp.
- MITCHELL, R. 1981. Insect behavior, resource exploitation, and fitness. **Ann. Rev. Entomol.**, **26**: 373/96.
- MONTE, O. 1932. Alguns cassidídeos pragas da batata doce. **O Campo**, **3**(4): 62/4.
- MORELLATO, L.P.C. 1992. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi. *In* **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. (Morellato, L.P.C. org.). Ed. da Unicamp. Campinas. 321 pp.

MORELLATO, L. P. C. & LEITÃO-FILHO, H. F. Padrões de frutificação e dispersão na Serra do Japi. *In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil.* (Morellato, L.P.C. org.). Ed. Unicamp. Campinas. 321 pp.

MUIR, F.E.S. & SHARP, D. 1904. On the egg-case and early stages of some Cassidinae. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, **1**: 1/23.

NAKAMURA, K. & ABBAS, I. 1987. Preliminary life table of the spotted tortoise beetle, *Aspidomorpha miliaris* (Coleoptera: Chrysomelidae) in Sumatra. *Res. Popul. Ecol.*, **29**: 229/36.

NAKAMURA, K. & ABBAS, I. 1989. Seasonal change in abundance and egg mortality of tortoise beetle (Coleoptera, Chrysomelidae, Cassidinae) under humid-equatorial climate in Sumatra. *Entomography*, **6**: 487/95.

NAKAMURA, K.; ABBAS, I. & HASYIM, A. 1989. Survivorship and fertility schedules of two Sumatran tortoise beetles, *Aspidomorpha miliaris* and *A. sanctaecrucis* (Coleoptera: Chrysomelidae) under laboratory conditions. *Res. Popul. Ecol.*, **31**: 21/44.

NAKAMURA, K., PUDJIASTUTI, L. E. & KATAKURA, H. 1992. Survivorship and fertility schedules of three epilachnine species under laboratory conditions in Bogor, West Java. *In Evolutionary biology and population dynamics of herbivorous ladybeetles in Indonesia.* Eds. Nakamura, K. & Katakura, H. Saporeo., 91 pp

NAULT, L. R. & PHELAN, P. L. 1984. Alarm pheromones and sociality in pre-social insects. *In Chemical Ecology of insects.* Eds. Bell, W. J. & Cardé, R. T. Sinauer Associates, Inc., Sunderland. 524 pp.

- PARKER, G. A. 1984. Evolutionarily stable strategies. *In* **Behavioural Ecology - an Evolutionary approach**. 2ª Edição. Ed. J. R. Krebs & N. B. Davies. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 493 pp.
- PASTEELS, J. M.; BRAEKMAN, J-C. & DALOZE, D. 1988. Chemical defense in the Chrysomelidae. *In* **Biology of chrysomelidae**. Eds.: P. Jolivet; E. Petitpierre & T.H. Hsiao. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 615 pp.
- PASTEELS, J.M. & ROWELL-RAHIER, M. 1989. Defensive glands and secretions as taxonomical tools in the chrysomelidae. **Entomography**, 6: 423/32.
- PIANKA, E. R. 1988. **Evolutionary ecology**. 4ª Edição. Harper & Row Publishers. New York. 468 pp.
- PINTO, H.S. 1992. Clima da Serra do Japi. *In* **História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil**. (Morellato, L.P.C. org.). Ed. da Unicamp. Campinas. 321 pp.
- POOLE, R. W. 1974. **An introduction to quantitative ecology**. McGraw Hill Inc. Londres. 532 pp.
- PRICE, P. W. 1975. The parasitic way of life and its consequences. *In* **Evolutionary strategies of parasitic insects and mites**. Ed. Price, P. W. Plenum Press. New York. 224 pp.
- PRICE, P. W. 1980. **Evolutionary biology of parasites**. Princeton University Press. Princeton. 237 pp.
- PRICE, P.W. 1984. Alternative paradigms in community ecology. *In* **A New Ecology: Novel approaches to interactive systems**. Eds. Price, P.W.; Slobodchikoff, C.N. & Gaud, W.S. John Wiley & Sons. 515 pp.

- RICHARDS, R.J. 1986. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd. London. 529 pp.
- RODRIGUES, R.R. & SHEPHERD, G.J. 1992. Análise da variação estrutural e fisionômica da vegetação e características edáficas, num gradiente altitudinal na serra do Japi. *In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma área florestal no sudeste do Brasil*. (Morellato, L.P.C. org.). Ed. da Unicamp. Campinas. 321 pp.
- ROLSTON, L. R.; MAYES, R.; EDWARDS, P. & WINGFRIEL, M. 1965. Biology of the egg plant tortoise-beetle (Coleop.:Chrys.). *J. Kans. Sci.* **38**(4): 362/6.
- SANTORO, E. & MACHADO JÚNIOR, D. L. 1992. Elementos geológicos da Serra do Japi. *In História Natural da Serra do Japi: ecologia e preservação de uma florestal no sudeste do Brasil* (Morellato, L.P.C. org.). Ed. da Unicamp. Campinas. 321 pp.
- SARGENT, R.C. & GROSS, M.R. 1985. Parental investment decision rules and the Concorde fallacy. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **17**: 43/5.
- SCHOWALTER, T. D. 1985. Adaptations of insects to disturbance. *In The Ecology of natural disturbance and path dynamics*. Ed. S.T. A. Pickett & P.S. White. Academic Press Inc. San Diego. 472 pp.
- SCHROEDER, L.A. 1986. Changes in tree leaf quality and growth performance of lepidopteran larvae. *Ecology*, **67** (6): 1628/36.
- SCRIBER, J.M. & SLANSKY, JR., F. 1981. The nutritional ecology of immature insects. *Ann. Rev. Entomol.*, **26**: 183/211.

- SCRIBER, J.M. 1984. Host plant suitability. *In* **Chemical Ecology of insects**. Eds. Bell, W.J. & Cardé, R.T. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland. 524 pp.
- SELMAN, B.J. 1988. Chrysomelids and ants. *In* **Biology of chrysomelidae**. Eds.: P. Jolivet, E. Petitpierre & T.H. Hsiao. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 615 pp.
- SIEBERT, M. W. 1975. Candidates for the biological control of ***Solanum elaeagnifolium*** Cav. (Solanaceae) in South Africa. 1. Laboratory studies on the biology of ***Gratiana lutescens*** (Boh.) and ***Gratiana pallidula*** (Boh) (Col., Cas.). **J. ent. Soc. sth. Afr.**, **38** (2): 297/304.
- SILVA, A. G. d'A.; GONÇALVES, C. R.; GALVÃO, D. M.; GONÇALVES, A. J.L.; GOMES, J.; SILVA, M. N.; SIMONI, L. 1968. **Quarto catálogo dos insetos que vivem nas plantas do Brasil. Seus parasitos e predadores**. Rio de Janeiro, Ministério da Agricultura. 622 pp.
- SINGER, M. C. 1986. The definition and measurement of oviposition preference in plant-finding insects. *In* **Insects-plant interactions**. Eds. Miller, J. R. & Miller, T. A. Springer-Verlag. New York. 342 pp.
- SLOBODCHIKOFF, C. N. & SHIELDS, W. M. 1988. Ecological trade-offs in social behavior. *In* **The Ecology of social behavior** Ed. C.N. Slobodchikoff. Academic Press, Inc., San Diego. 429 pp.
- SMITH, R. L. 1980. Evolution of exclusive postcopulatory paternal care in the insects. **Fla. Ent.**, **63**(1): 65/78.

- SOUTHWOOD, T. R. E. 1966. **Ecological Methods**. Chapman and Hall. London. 391 pp.
- SOUTHWOOD, T. R. E. 1987. Plant variety and its interaction with herbivorous insects. *In* **Insects-Plants**. Proceedings of the 6th International Symposium on Insect-Plant Relationships (Pau 1986). Ed. V. Labeyrie, G. Fabres & D. Lachaise. Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. 459 pp.
- TABASHNIK, B. E. & SLANSKY JR., F. 1987. Nutritional Ecology of forb foliage-chewing insects. *In* **Nutritional Ecology of insects, mites, spiders, and related invertebrates**. Eds. Slansky Jr., F. & Rodrigues, J.G. John Wiley & Sons. 1.016 pp.
- TAKISAWA, H. 1980. Immature stages of some indian Cassidinae (Col., Chrys.). **Insect matsum.**, 21: 19/48.
- TALLAMY, D.W. & DENNO, R.F. 1982. Life history trade-offs in *Gargaphia solani* (Hemiptera: Tingidae): the cost of reproduction. **Ecology**, 63(3): 616/20.
- TALLAMY, D. W. 1984. Insect parental care. **Bioscience**, 34(1): 20/4
- TALLAMY, D.W. & WOOD, T.K. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. **Ann. Rev. Entomol.**, 31: 369/390.
- TAUBER, M.J.; TAUBER, C.A. & MASAKI, S. 1986. **Seasonal adaptations of insects**. Oxford University Press. Oxford. 411 pp.
- THOMPSON, J. N. 1982. **Interaction and coevolution** . John Wiley & Sons. New York. 179 pp.

- THORNHILL, R. 1979. Male and female sexual selection and the evolution of mating strategies in insects. *In Sexual selection and reproductive competition in insects*. Eds. Murray S. Blum & Nancy A. Blum. Academic Press New York. 462 pp.
- THORNHILL, R. & ALCOCK, J. 1983. **The evolution of insect mating systems**. Harvard University Press. Cambridge. 547 pp.
- TRIVERS, R. L. 1971. The evolution of reciprocal altruism. *Q. Rev. Biol.*, **46**: 35/57.
- TRIVERS, R. L. 1974. Parent-offspring conflict. *Amer. Zool.*, **14**: 249/64.
- TURCHIN, P. & KAREIVA, P. 1988. Aggregation in *Aphis varians*: an effective strategy for reducing predation risk. *Ecology*, **69**(4): 720/25
- TURCHIN, P. 1989. Population consequences of aggregative movement *Jour. Anim. Ecol.*, **58**: 75/100.
- VARLEY, G. C.; GRADWELL, G. R. & HASSEL, M. P. 1973. **Insect population ecology**. Blackwell Scientific Publications. Oxford. 212 pp.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1987. **Genética ecológica de *Chelymorpha cribraria* F. 1775 (Cassidinae, Chrysomelidae)**. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas. Campinas. 254 pp.
- VASCONCELLOS-NETO, J. 1988. Genetics of *Chelymorpha cribraria*, Cassidinae: colour patterns and their ecological meanings. *In Biology of the chrysomelidae*. Eds. P. Jolivet, E. Petitpierre & T. H. Hsiao. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 615 pp.

- VASCONCELLOS-NETO, J. 1991. Interactions between Ithomiinae butterflies and Solanaceae: feeding and reproductive strategies. *In* **Plant-animal interactions: Evolutionary ecology in tropical and temperate regions**. Eds. Price, P. W; Lewinsohn; T. M.; Fernandes, G. W. & Benson, W. W. John Wiley & Sons, Inc. New York. 639 pp.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & JOLIVET, P. 1988. Une nouvelle stratégie de défense annulaire (cicloalexie) chez quelques larves de Chrysomélides brésiliens. **Bull. Soc. Ent. Fr.**, **92** (9-10): 291/99.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & JOLIVET, P. 1989. Ring defense strategy (Cicloalexie) among Brazilian chrysomelid larvae (coleoptera). **Entomography**, **6**: 347/54.
- VASCONCELLOS-NETO, J. & JOLIVET, P. 1994. Cicloalexie among chrysomelid larvae. *In* **Novel aspects of the biology of chrysomelid**. Jolivet, P.; Cox, M. L. & Petitpierre, E. (Eds.). Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. 699 pp.
- VINSON, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. **Ann. Rev. Entomol.**, **21**: 109/33.
- VINSON, S. B. 1981. Habitat location. *In* **Semiochemicals-their role in pest control**. Eds. Nordlund, D. A., Jones, R. & Lewis, W.J. John Wiley & Sons. New York. 306 pp.
- VINSON, S. B. 1984. Parasitoid-host relationship. *In* **Chemical Ecology of Insects**. Eds. Bell, W. J. & Cardé, R. T. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland. 524 pp.

- VITOUSEK, P. M. 1985. Community turnover and ecosystem nutrient dynamics. *In* **The Ecology of natural disturbance and path dynamics**. Ed. S. T. A. Pickett & P. S. White. Academic Press, Inc. San Diego. 472 pp.
- WAAGE, J. K. 1979. Foraging for patchily distributed hosts by the parasitoid *Nermeritis canescens* (Grav.). **J. Anim. Ecol.**, **48**: 353/71.
- WALDMAN, B. 1988. The ecology of kin recognition. **Ann. Rev. Ecol. Syst.**, **19**: 543/71.
- WARD, R. H. & PIENKOWSKI, R. L. 1978. Mortality and parasitism of *Cassida rubiginosa*, a thistle-feeding shield beetle accidentally introduced into North America. **Env. Entomol.**, **7** (4): 536/40.
- WESELOH, R. M. 1981. Host location by parasitoids. *In* **Semiochemicals-their role in pest control**. Eds. Nordlund, D. A., Jones, R. & Lewis, W.J. John Wiley & Sons. New York. 306 pp.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1972. **The principles of insect physiology**. 7^a Edição. Chapman and Hall. London. 827 pp.
- WILLIAMS, G.C. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. **Amer. Natur.**, **100**: 687/90
- WILSON, E.O. 1971. **The insect societies**. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 548 pp.
- WILSON, E.O. 1975. **Sociobiology - The new synthesis**. Belknap Press of Harvard University Press. Cambridge. 697 pp.

- WINDSOR, D. M. 1982. Advanced parental care and mate selection in a tropical tortoise beetle. *In The biology of social insects*. Eds. M.D.Breed et al. Westview Press, Boulder
- WINDSOR, D. M. 1987. Natural history of a subsocial tortoise beetle, *Acromis sparsa* Boheman (Chrysomelidae, Cassidinae) in Panama. *Psyche*, **94**(1-2): 127/50.
- WOLDA, H. 1978a. Fluctuations in abundance of tropical insects. *American Naturalist*, **112**: 1017/45.
- WOLDA, H. 1978b. Seasonal fluctuations in rainfall, food and abundance of tropical insects. *J. Anim. Ecol.*, **47**: 369/81.
- WOLDA, H. 1979. Seasonality parameters for insect populations. *Res. Popul. Ecol.*, **30**: 247/56.
- WOLDA, H. 1980. Seasonality of tropical insects. I Leafhoppers (Homoptera) in las Cumbres - Panama. *J. Anim. Ecol.*, **49**: 277/290.
- WOLDA, H. 1988. Insect seasonality: why? *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **19**: 1/18.
- WOOD, T.K. 1976a. Biology and presocial behavior of *Platycotis vittata* (Homoptera: Membracidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **69**: 807/11.
- WOOD, T.K. 1976b. Alarm behavior of brooding female *Umbonia crassicornis* (Homoptera: Membracidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **69**(2): 340/4.
- WOOD, T.K. 1977. Role of parent females and attendant ants in the maturation of the treehopper, *Entylia bactriana* (Homoptera: Membracidae). *Sociobiology*, **2**: 257/72.

WOOD, T. K. 1984. Life history patterns of tropical membracids (Homoptera: Membracidae). **Socialbiology**, **8**: 299/344.

WOOD, T. K. 1993. Diversity in the new world membracidae. **Ann. Rev. Entomol.**, **38**: 409/35.

ZEH, D.W. & SMITH, R.L. 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. **Amer. Zool.**, **25**(3): 785/805.